

**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**GRADO EN CIENCIAS DEL MAR**  
**TRABAJO FIN DE GRADO**  
**CURSO ACADÉMICO [2018-2019]**

TÍTULO:

**Análisis teórico de múltiples perturbaciones  
de ciclos de vida estructurado.**

AUTOR:

**Fernando Montalvo Ferre**



## **AGRADECIMIENTOS**

*En primer lugar, quisiera agradecer todo el esfuerzo y dedicación que mi tutor, Josep, ha invertido en ayudarme, ya que sin el todo el trabajo hubiera sido imposible.*

*Por otro lado, agradecer a todos mis compañeros y amigos, tanto de la carrera como los que no lo son, que han conseguido que estos años hayan sido realmente especiales. Sin ellos, todo hubiera sido muy diferente.*

*Por último, agradecerse todo a la persona más maravillosa y especial de este mundo, mi Madre. Sin su ayuda y apoyo incondicional nunca hubiera podido llegar hasta aquí.*

## RESUMEN Y PALABRAS CALVE

La ecología de poblaciones tiene, entre otras funciones, la intención de entender como fluctúan las poblaciones para poder realizar una gestión de la manera más efectiva posible. Los parámetros individuales del ciclo vital, como la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad, afectan a dinámica de poblaciones. Para organismos con ciclos de vida complicados, los vínculos entre las historias de vida individuales y la dinámica de la población se hacen usando modelos de matriz de proyección de población (PPM).

Estas poblaciones pueden verse sometidas a ciertas perturbaciones que pueden ser causadas por intentos deliberados de manejar las poblaciones (por ejemplo, en el control de plagas, la recolección o la conservación) o pueden ser efectos secundarios de la contaminación, la modificación genética, el cambio climático, etc...

Durante muchos años se han usado dos herramientas de análisis clásico de estas perturbaciones como son la sensibilidad y la elasticidad. Pero estos análisis pueden llevar a conclusiones equívocas ya que los cambios en las tasas de transición del ciclo vital individuales o en grupos dentro de un PPM tienen un impacto no lineal en los valores propios resultantes y, estos dos análisis solo recogen los impactos lineales generados.

En consecuencia, en este escrito se pretende, a través de varios ejemplos, corroborar que los análisis clásicos no son la herramienta adecuada que se debe utilizar a la hora de gestionar una población. Sino las funciones de transferencia, una herramienta que se viene usando en ingeniería de control y que se está empezando a utilizar en ecología de poblaciones, herramienta que si aglutina tanto los impactos lineales como los que no los son, capturando analíticamente la verdadera relación entre la magnitud de la perturbación y los valores propios de PPM. Proporcionando una capacidad de discriminación mucho más fina y exacta que la que se obtiene con un análisis clásico. Sensibilidad, Elasticidad, Funciones de transferencia, Poblaciones estructuradas, Matrices, Perturbaciones.

**Palabras clave:** “Sensibilidad”; “Elasticidad”; “Funciones de transferencia”; “Poblaciones estructuradas”; “Matrices”; “Perturbaciones”.

## **ABSTRACT Y KEY WORDS**

The ecology of populations has, among other functions, the intention of understanding how populations fluctuate in order to carry out a management in the most effective way possible. Individual life cycle parameters, such as survival, growth and fecundity, affect population dynamics. For organisms with complicated life cycles, links between individual life histories and population dynamics are made using population projection matrix (PPM) models.

These populations may be subject to certain disturbances that may be caused by deliberate attempts to manage populations (e.g., in pest control, harvesting or conservation) or may be side effects of pollution, genetic modification, climate change, etc...

For many years, two tools of classical analysis of these disturbances have been used: sensitivity and elasticity. But these analyses can lead to misleading conclusions since changes in individual or group life history transition rates within a PPM have a non-linear impact on the resulting self values, and these two analyses only capture the linear impacts generated. Consequently, this paper attempts, through several examples, to corroborate that classical analyses are not the appropriate tool to be used when managing a population. It is the transfer functions, a tool that has been used in control engineering and that is beginning to be used in population ecology, a tool that agglutinates both linear and non-linear impacts, capturing analytically the true relationship between the magnitude of the disturbance and PPM values. Providing a much finer and more exact discrimination capacity than that obtained with a classical analysis.

**Key words:** "Sensitivity"; "Elasticity"; "Transfer function"; "structured populations"; "Matrix"; "disruptions".

## ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	4
2.1. Construcción del modelo matricial.....	4
2.2. Descripción de las especies estudiadas.....	14
2.3. Cronograma.....	21
3. RESULTADOS Y DISCUSION.....	21
3.1. <i>Panopea globosa</i> .....	24
3.2. <i>Orcinus orca</i> .....	27
3.3. <i>Physeter macrocephalus</i> .....	31
3.4. <i>Eubalaena glacialis</i> .....	34
3.5. <i>Tursiops truncatus</i> .....	37
4. CONCLUSIÓN.....	40
5. BIBLIOGRAFÍA.....	42
6. ANEXO.....	53

## 1. INTRODUCCIÓN

Durante muchos años, una de las muchas preocupaciones que entrañan a los ecólogos del mundo es la incertidumbre de que le ocurrirá a una población con un ciclo de vida estructurado, a corto y a largo plazo, cuando se ve sometida a perturbaciones como le puede suceder a, por ejemplo, una especie en peligro de extinción, ya sea por efectos naturales o antrópicos. O, por ejemplo, una especie invasora que ejerce presión sobre una autóctona con posibilidades de acabar con dicha. Consecuencia de esto, en el siguiente escrito se pretende analizar cómo funciona a corto y largo plazo una población con un ciclo de vida estructurado cuando se ve sometida a perturbaciones, ya sea tanto de origen antrópico como de origen natural. Y, además, con diferentes técnicas aplicadas determinar cuál sería la mejor herramienta de gestión a la hora de evaluar y actuar ante una situación determinante.

Antes de meternos en materia y explicar cómo se analiza una población estructurada y cuáles son las claves para poder gestionar de manera correcta una población sometida a una perturbación, realizamos una breve síntesis de conceptos a tener en cuenta a la hora de analizar una población estructurada. Lo primero a tener en cuenta es que consideramos por una población biológica. Ésta se define como un conjunto de organismos (individuos) de la misma especie; esto significa que comparten propiedades biológicas que ocasionan una alta cohesión reproductiva y ecológica del grupo. Esta cohesión ecológica está referida a la presencia de interacciones entre ellos, resultantes de poseer requerimientos similares para la supervivencia, crecimiento y reproducción (Uv.mx, 2019). Como lo que queremos es estudiar cómo funciona una población, tenemos que recurrir a la ciencia encargada de estudiar las poblaciones, la demografía. La demografía estudia estadísticamente la estructura y la dinámica de las poblaciones, así como los procesos concretos que determinan su formación, conservación y desaparición.

Dentro de la demografía encontramos la ecología demográfica o poblacional, que se encarga de estudiar el número de las distintas clases de individuos representantes de una especie y su distribución espacial y temporal (Acacia.pntic.mec.es, 2019), puesto que una población es una entidad que está sujeta a cambios, interesa conocer no sólo su volumen y composición en un momento dado, sino también el modo en que está cambiando (Uv.mx, 2019)

Por tanto, una tarea importante en la ecología poblacional es entender cómo varía la ecología de las poblaciones, es decir, como va a evolucionar esa población en un cierto lapso de tiempo. Aquí destacamos, que la cohesión ecológica que forman las poblaciones vienen, en gran parte, determinadas por los parámetros individuales del ciclo vital como que la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad, ejercen un efecto directo en la dinámica de

poblaciones. Por lo tanto y consecuencia de esto, si quisiésemos estudiar cómo evoluciona una población en su conjunto, no podríamos analizar únicamente su estructura, sino que tendríamos que tener en cuenta esas tres funciones vitales que hacen variar la dinámica poblacional. En los animales sociales, la población estructurada puede ser una causa, así como una consecuencia, de las tasas vitales (Solange and Caswell, 1993).

Es en este punto donde entran en juego las Matrices de Proyección de Población. Ya que los vínculos entre las historias de vida individuales y la dinámica de la población se hacen usando modelos de matriz de proyección de población (PPM) (Hodgson and Townley, 2004). Cuya estructura y funcionamiento se explicará a continuación en materiales y métodos.

Las PPM combinan información sobre la supervivencia, crecimiento y fertilidad de una población estructurada y sirven también para examinar la dinámica de la población a lo largo del tiempo, es decir, para “proyectar” la evolución de la estructura de la población en el futuro (Aulavirtual.um.es, 2019).

Resumen la transición, por unidad de tiempo, de los miembros de una población entre edades o etapas de su ciclo de vida (Hodgson and Townley, 2004).

Por lo tanto, el desarrollo de técnicas analíticas que vinculan los ciclos de vida individuales a la dinámica de las poblaciones se aplicará, por lo tanto, en la gestión para la conservación de las poblaciones (Hodgson and Townley, 2004). Siendo las matrices de proyección una herramienta muy importante en estudios demográficos con fines de una adecuada gestión de la población.

Cabe destacar y es de vital importancia que las PPM en ecología de poblaciones son todas cuadradas y generalmente de 4x4.

Como se trata de una matriz matemática, se puede operar como tal, obteniéndose diversos resultados al resolver la matriz que son de interés biológico. Como son los Autovalores y los Autovectores asociados a los autovalores. Los valores propios (autovalores) del PPM predicen la dinámica futura de la población. En particular, el autovalor dominante,  $\lambda_{\text{máx}}$ , predice la tasa asintótica de aumento de la población. (Hodgson and Townley, 2004).

Por otro lado, como hemos comentado al principio del escrito, un problema fundamental a la hora de realizar un seguimiento y poder gestionar una población, es cómo conocer y predecir los efectos de las perturbaciones en las historias de vida. Por eso mismo, se han realizado muchas investigaciones y mejoras en programas informáticos para perfeccionar la modelización de las perturbaciones.

Con el uso de programas informáticos como MATLAB Y Rstudio, podemos realizar análisis tradicionales de aproximación de sensibilidad y elasticidad y, por otro lado, poder aplicar un método que lleva mucho tiempo usándose en ingeniería de control y que, desde hace



relativamente poco, se está comenzando a aplicar en la ecología de poblaciones como son las funciones de transferencia. Se pretende introducir el conocimiento básico del concepto que más adelante será explicado detalladamente.

- Sensibilidad:

Diferenciar el cambio en  $\lambda_{\max}$  con respecto al cambio en las entradas de la matriz  $a_{ij}$  produce un análisis de sensibilidad (Caswell, 1978). En otras palabras, se varía un elemento de la población y se mantienen los demás constantes (esto con cada elemento de la matriz).

- Elasticidad:

La elasticidad ( $E_{ij}$ ) es una derivación estandarizada de las sensibilidades para evaluar los cambios relativos en  $\lambda$  como resultado de cambios en los elementos de la matriz de transición  $a_{ij}$ , suponiendo que todos los elementos de la matriz de transición son constantes. Con otras palabras, varía el total de la población, añadiendo o eliminando individuos, y se observa que le ocurriría al crecimiento de esa población a largo plazo (Hodgson and Townley, 2004).

En particular, el análisis de sensibilidad demográfica es de gran relevancia a la hora de abordar la cuestión de cuándo y cómo proteger las diferentes etapas de la vida y rangos de distribución para promover una adecuada proyección de la población. (Gerber and Heppell, 2004).

Durante mucho tiempo se han usado únicamente métodos de análisis tradicionales, que proporcionan una gran información acerca de cómo se puede modelizar y proyectar una población a largo plazo. Pero, estos análisis basándose en la sensibilidad y elasticidad muestran un impacto lineal en los valores resultantes a la hora de proyectar una población a largo plazo (Hodgson and Townley, 2004). Esto es de vital importancia a la hora de interpretar los datos biológicos, ya que las perturbaciones.

Es aquí donde describimos la función de transferencia de una perturbación de la matriz. La función de transferencia, a diferencia de los análisis tradicionales, captura analíticamente la verdadera relación entre la magnitud de la perturbación y los valores propios de PPM. Este vínculo analítico se extiende fácilmente a la multitransición y a las múltiples perturbaciones, promueve la comprensión de las propiedades de la matriz y proporciona un método sencillo para predecir la perturbación necesaria para lograr la tasa de aumento de la población deseada (Hodgson and Townley, 2004).

Los objetivos básicos del siguiente estudio son:

- 1) Aplicar análisis tradiciones lineales para ver el efecto de las perturbaciones en el ciclo de vida de la especie.
- 2) Comparar estos efectos lineales con las predicciones de las funciones de transferencia (no lineales).
- 3) Estudiar el efecto de múltiples perturbaciones en el ciclo de vida de la especie.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1. Construcción del modelo matricial.

A continuación, se pretende explicar cómo se forma una Matriz de Proyección de Poblaciones, como analizar cada elemento explicado en la introducción, el efecto biológico que representa y las especies objetivo las cuales van a ser usadas como ejemplo para una mejor comprensión de lo explicado. Como se ha comentado en la introducción, las poblaciones presentan ciclos de vida estructurados que, junto con la inclusión de las tres funciones vitales, sobrevivir, crecer y reproducirse, nos permiten estudiar cómo evolucionará una población en el futuro. Esto se realiza con el uso de PPM.

Estos modelos se pueden estructurar basándose en una población estructurada por edades con un escalón temporal anual, descrito por (Leslie, 1945), o bien, con modelos basados en etapas o tamaños con pasos de tiempo variables descritos por (Lefkovitck, 1965).

Lo primero que tenemos que tener en cuenta y que será la base de todo el estudio es qué es un PPM y como se interpretan biológicamente los diferentes resultados de los posibles tratamientos aplicados a la matriz.

Describimos la demografía de una población con un modelo de matriz de población clasificada por etapas, edades, tamaños... donde  $n_t$  un vector de abundancia escénica en el tiempo  $t$  y  $A_t$  es una matriz de proyección de población posiblemente variable en el tiempo (Caswell and Kaye, 2001).

$$N_{t+1} = A * N_t \quad \text{Ecuación 1}$$

$$\begin{pmatrix} P_{t+1} \\ M_{t+1} \\ G_{t+1} \\ MG_{t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A \end{pmatrix} \otimes \begin{pmatrix} P_t \\ M_t \\ G_t \\ MG_t \end{pmatrix}$$

Figura 1. Ejemplo de cómo se formaría una matriz de 4 etapas.

Cabe destacar que para generar vectores poblacionales subsecuentes para futuros pasos temporales, el vector poblacional actual ( $N$ ) se multiplica por la matriz, de manera que  $N_{t+1} = A$  veces  $N_t$ . Usando la matriz exponencial, la estructura de edad futura de la población en cualquier momento futuro ( $t$ ) puede ser modelada como  $N_t = N_0 * e^{At}$ . Cada matriz está definida por una ecuación polinómica característica del mismo orden que el número de columnas y filas de la matriz (Young and Keith, 2011). De esta forma, se obtiene el número total de individuos de la población a partir del número de individuos que forman cada etapa en un momento dado y, cómo va a evolucionar en un cierto espacio temporal. Por ejemplo, como se muestra en la figura 1, una población compuesta por cuatro etapas, Pequeños, Medianos, Grandes y Muy grandes.

Las PPM son matrices que se forman a partir de probabilidades. En la naturaleza esto se realiza monitorizando la población, observando que le ocurre a las distintas etapas durante el tiempo que se quiera estudiar la población, observando que le ocurre a los individuos de cada una de las etapas en que se clasifica la población monitorizada. Esto ocurre porque las poblaciones de vida silvestre están estructuradas, están compuestas de individuos cuyas tasas de nacimiento y muerte difieren dependiendo de la edad, tamaño, sexo, etapa o composición genética. Por ello es de vital importancia analizar que ocurre en cada etapa de manera independiente a la hora de analizar la población global, ya que cada etapa se comporta de una manera (Young and Keith, 2011). De esta forma se obtendrán las probabilidades de cada clase de Sobrevivir, Crecer y Reproducirse. Probabilidades que se usan para construir la matriz "A" con su grafo correspondiente. Matriz y grafo son un todo, representan lo mismo.

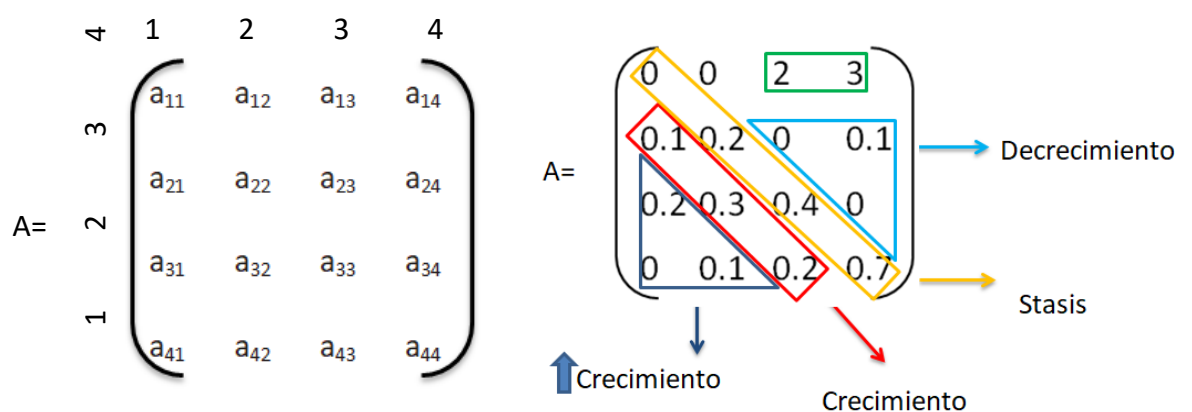


Figura 2. Matriz A formada por 4 etapas. En la matriz derecha se muestra una imagen con el significado biológico de cada parte de la matriz.

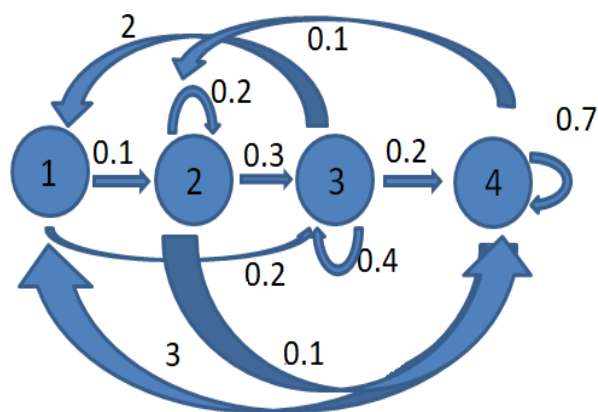


Figura 3. Grafo representativo de la Matriz A de la figura 2.

- |  |
|--|
| <p>Transición 1: Probabilidad de supervivencia de la Etapa 1 a la Etapa 2 (<math>a_{21}</math>).</p> <p>Transición 2: Probabilidad de supervivencia de la Etapa 2 a la Etapa 3 (<math>a_{32}</math>).</p> <p>Transición 3: Probabilidad de supervivencia de la Etapa 3 a la Etapa 4 (<math>a_{43}</math>).</p> <p>Transición 4: Probabilidad de permanecer en la Etapa 1 (<math>a_{11}</math>).</p> <p>Transición 5: Probabilidad de permanecer en la Etapa 2 (<math>a_{22}</math>).</p> <p>Transición 6: Probabilidad de permanecer en la Etapa 3 (<math>a_{33}</math>).</p> <p>Transición 7: Probabilidad de permanecer en la Etapa 4 (<math>a_{44}</math>).</p> <p>Transición 8: Fecundidad de la Etapa 3 contribuyendo a la Etapa 1 (<math>a_{13}</math>).</p> <p>Transición 9: Fecundidad de la Etapa 4 contribuyendo a la Etapa 1 (<math>a_{14}</math>).</p> |
|--|

Figura 4. Resumen informativo de la traducción biológica de cada etapa de la matriz/grafó.

Es importante indicar que una matriz siempre se lee de arriba hacia abajo y a la izquierda. Siendo el punto  $a_{21}$  la contribución de la etapa 1 sobre la etapa 2.

Una matriz típica comúnmente denominada “A”, se ordena con valores de fecundidad (valores F) en la fila superior, y tasas de supervivencia (valores S) en la subdiagonal. Las probabilidades de permanecer en la misma etapa o clase de edad (es decir, estasis) a menudo se representan en la diagonal de la matriz. Por otro lado, el triángulo superior indica un decrecimiento, mientras que el triángulo inferior, indica un crecimiento mayor de lo esperado. Una vez explicado cómo se forma la PPM, se pretende explicar el significado biológico de cada elemento nombrado en la introducción y como se relacionan. Como se ha indicado antes, se trata de una matriz matemática que se opera como tal.

El tratamiento de las matrices se realiza, en este caso, con dos programas informáticos que son **MATLAB Y Rstudio**.

El primer elemento que destacamos es el autovalor  $\lambda_{\text{máx}}$ , como se ha nombrado antes, todas las matrices de proyección de poblaciones son cuadradas. Por tanto, obtendremos tantos autovalores como número de filas y columnas formen la matriz A. De estos autovalores obtenidos solo nos interesa el que mayor valor presente, es decir,  $\lambda_{\text{máx}}$ , el cual indica la tasa de crecimiento de la población. Se denomina tasa de crecimiento geométrico ( $\lambda$ ) y describe la abundancia el próximo año como una proporción de la abundancia este año. Cuando  $\lambda_{\text{máx}} = 1$ , una población permanece constante en tamaño con el tiempo, lo que significa que no aumenta ni disminuye. Cuando  $\lambda_{\text{máx}} < 1$ , una población disminuye geoméricamente (es decir, si  $\lambda_{\text{máx}} = 0,75$  la población será tres cuartas partes más grande que el año pasado; es decir, la población disminuirá en un 25%). Cuando  $\lambda_{\text{máx}} > 1$ , una población aumenta geoméricamente (es decir, si  $\lambda_{\text{máx}} = 1,25$  la población se incrementa la población será una cuarta parte más grande que el año pasado, es decir, la población se incrementará en un 25%).

Matemáticamente, la abundancia de una población (N) en el momento t+1 es una función tanto de la abundancia en el momento t como de la tasa de crecimiento de la población:

$$N_{t+1} = \lambda * N_t \quad \text{Ecuación 2}$$

donde N es el número de individuos presentes en la población, y t es un intervalo de tiempo de interés. Esta ecuación dice que el tamaño de una población en el momento t+1 es igual al tamaño de la población en el momento t multiplicado por una constante,  $\lambda$ . (Solagngue and Caswell, 1993).

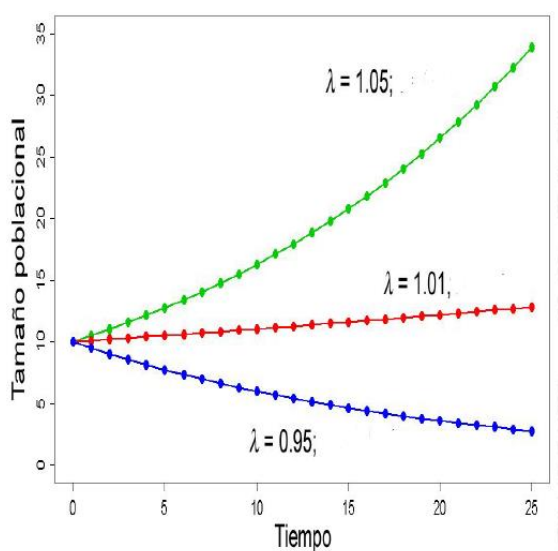
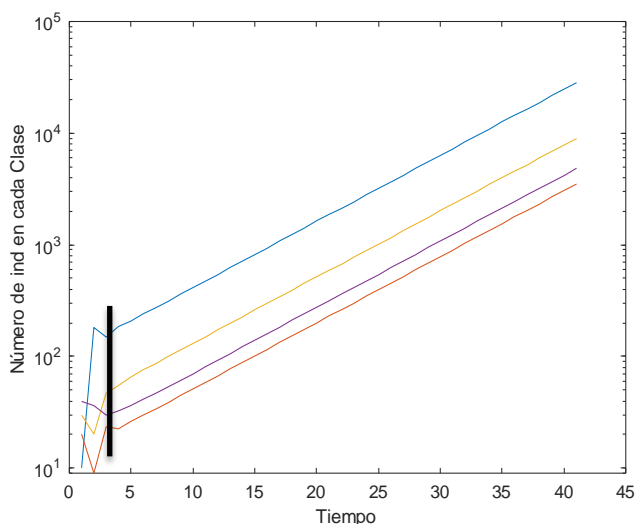


Figura 5. Como crece la población en el tiempo según el valor de lambda.

Como se ha indicado antes, el autovalor que nos interesa es  $\lambda_{\text{máx}}$ , ya que como se viene diciendo, las poblaciones en la naturaleza muestran una estructura organizada y para predecir el crecimiento de la población a largo plazo, nos interesa fijarnos en que ocurre cuando la población alcanza una estructura estable. Y es en ese punto donde, de todos los  $\lambda$  obtenidos, únicamente interfiere en el crecimiento de la población  $\lambda_{\text{máx}}$ .



*Figura 6. Gráfico extraído de resultados (Orcinus orca) Tendencia de la población. La línea negra marca el comienzo de la estructura estable, cuando únicamente afecta  $\lambda_{\text{máx}}$*

Como se observa en la imagen, a la izquierda en el tiempo de la línea negra, el crecimiento de la población es difuso, actúan todas las  $\lambda$  a la vez y es imposible saber que ocurre. Pero, de la línea negra a la derecha presenciamos la estructura estable de la población. Como podemos observar el crecimiento poblacional se estabiliza y sigue una misma trayectoria. Es en este punto donde  $\lambda_{\text{máx}}$  nos indica cómo va a evolucionar la población a largo plazo. A la hora de interpretar el resultado que  $\lambda_{\text{máx}}$  nos indica, también es importante fijarse en qué posición se encuentra entre los autovalores calculados.

Ya que a la hora de analizar los autovectores asociados nos tenemos que fijar en los que se encuentren en la misma posición que  $\lambda_{\text{máx}}$  dentro de la matriz. Los vectores propios derecho e izquierdo de una matriz  $A$  son  $W$  y  $V$  respectivamente. Como se ha explicado con anterioridad, el autovalor a tener en cuenta es  $\lambda_{\text{máx}}$ , de la misma forma nos fijamos en los autovectores asociadas a la misma posición donde se encuentre  $\lambda_{\text{máx}}$ . (Young and Keith, 2011). Los valores de los autovectores tienen que ser siempre o todos positivos o todos negativos y sin imaginarios.

El autovector  $W$ , nos aporta información acerca de la estructura estable de la población. En concreto, como crece cada etapa con respecto a las demás cuando se alcanza la estructura estable de la población. Este vector es el vector columna asociado a  $\lambda_{\text{máx}}$ .

$$W = \begin{pmatrix} 0.9344 \\ 0.1156 \\ 0.2969 \\ 0.1590 \end{pmatrix}$$

Figura 7. Ejemplo de Autovector columna asociado a  $\lambda_{m\acute{a}x}$ .

El autovector  $V$ , se relaciona con el vector fila asociado a  $\lambda_{m\acute{a}x}$ . Nos aporta informaci3n acerca del valor reproductivo te3rico de cada clase de la poblaci3n.

$$V = (0.2694 \ 0.6001 \ 1.2439 \ 1.9463)$$

Figura 8. Ejemplo de autovector fila asociado a  $\lambda_{m\acute{a}x}$ .

Multiplicado por el n3mero inicial de individuos ( $N_0$ ) nos aporta el valor reproductivo real de cada clase.

$$C = V * N_0 \quad \text{Ecuaci3n 3}$$

Ahora, una vez explicados por separados, se expone la relaci3n que guardan entre s3 de la siguiente manera.

La poblaci3n sigue una din3mica descrita por;

$$N_{t+1} = A * N_t \quad \text{Ecuaci3n 4}$$

D3nde;

$$N_t = \sum C_i * \lambda_i^t * W_i \quad \text{Ecuaci3n 5}$$

Por otro lado  $C = V * N_0$ , siendo por tanto  $N_t$ ;

$$N_{t+1} = A * \lambda_i^t * N_0 * V_i * W_i \quad \text{Ecuaci3n 6}$$

De esta manera se relacionan cada uno de los elementos que podemos sonsacar de las PPM, viendo como todos influyen a la hora de ver c3mo va a evolucionar la poblaci3n con el paso del tiempo. Todas estas herramientas nos proporcionan una gran informaci3n a la hora de ver c3mo funciona una poblaci3n, pero para poder comprender como funciona una poblaci3n sometida a perturbaciones y poder realizar una gesti3n de la poblaci3n tenemos que realizar an3lisis de Sensibilidad y Elasticidad.

#### - Sensibilidad:

Un an3lisis de sensibilidad es un m3todo que permite identificar nuevos flujos de la poblaci3n en funci3n del cambio de una variable  $a_{ij}$ , es decir, permite calcular ciertos cambios

en la tasa de crecimiento de la población ( $\lambda$ ) en función de las variaciones en las entradas de la matriz. Diferenciando el cambio en  $\lambda$  con respecto al cambio en las entradas de la matriz se obtiene un análisis de sensibilidad (Caswell, 1978). Las sensibilidades se utilizan con frecuencia para describir la importancia de las transiciones del ciclo vital en el comportamiento de la población, pero a través de la extrapolación también se pueden predecir aproximadamente los efectos de pequeñas perturbaciones. La sensibilidad trata de calcular el cambio en  $\lambda$  después de un cambio en las tasas vitales que expresaba una transición de la etapa "i" a cualquier otra etapa (incluyendo el permanecer en "i") que pudiera haber sido causada por actividades de manejo (perturbaciones). (Brewster-Geisz, and Miller, 2000).

Si las entradas en la matriz de transición A se representan como  $a_{ij}$ , se puede mostrar que;

$$S_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = V_i * W_j \quad \text{Ecuación 7}$$

La sensibilidad de la tasa de crecimiento de la población debida a cambios en cualquier tasa vital, es el producto del valor reproductivo de la etapa "i" y el nivel proporcional de la etapa "j" en la distribución estable de la etapa. (Brewster-Geisz, and Miller, 2000). El índice de sensibilidad proporciona una medida inequívoca de la respuesta de  $\lambda$  a las perturbaciones en el  $A_{ij}$ .

- Elasticidad:

Las elasticidades de  $\lambda$  indican la influencia de los parámetros demográficos tanto en el estado físico individual como en el crecimiento de la población para una población con un crecimiento independiente de la densidad (Anon, 2019). Indican cambios proporcionales en alguna de las tasas vitales.

Esto se define como el cambio proporcional en  $\lambda$  para cambios proporcionales en  $a_{ij}$  (de Kroon et al., 1986). Examina el impacto de los parámetros demográficos individuales en las tasas de crecimiento demográfico deterministas. Debido a que las probabilidades de transición son parámetros censurados, los valores de elasticidad se comprenden entre 0 y 1 (Brewster-Geisz, K. K., & Miller, T. J. (2000).

Las elasticidades se calculan de la siguiente manera;

$$E_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} * \frac{a_{ij}}{\lambda} \rightarrow \frac{S_{ij} * a_{ij}}{\lambda} \quad \text{Ecuación 8}$$

Es importante destacar que las elasticidades son aditivas, de manera que la suma de las elasticidades para cada etapa define la contribución proporcional de  $a_{ij}$  al crecimiento general de la población,  $\lambda$ , de esta manera;

$$\sum_i \sum_j E_{ij} = 1 \quad \text{Ecuación 9}$$



Las elasticidades dependen de una distribución estable de las etapas y deben ser comparadas cualitativamente. Por último, se exponen las características de uso y aplicación de;

- Funciones de Transferencia:

Como se ha nombrado antes, el análisis de sensibilidad para la dinámica de la población, proporciona una estimación lineal del efecto de las perturbaciones sobre la densidad o el crecimiento de la población. Debido a esto, los análisis de sensibilidad pueden describir mal el efecto de perturbaciones sobre la dinámica de la población. Los análisis de función de transferencia pueden modelar la relación no lineal exacta entre una perturbación y la dinámica poblacional resultante y no requieren más información que los análisis de sensibilidad (Stott, *et al.*, 2012).

Aquí describimos la función de transferencia de una perturbación de la matriz. La función de transferencia captura analíticamente la verdadera relación entre la magnitud de la perturbación y los valores propios de PPM. Este vínculo analítico se extiende fácilmente a múltiples perturbaciones, promueve la comprensión de las propiedades de la matriz y proporciona un método sencillo para predecir la perturbación necesaria para lograr la tasa de aumento de la población deseada (Hodgson and Townley, 2004).

Para estas funciones se requieren tres parámetros: el PPM, una estructura de perturbación y un rango de magnitud de perturbación (Stott, *et al.*, 2012).

La función de transferencia ofrece por tanto, un marco novedoso y potente para el análisis de las matrices de proyección de la población (PPM), que proporcionan un poder predictivo preciso para la comprensión analítica de las respuestas de la población a las perturbaciones del ciclo vital, por ejemplo, en el diseño de estrategias de conservación, control de plagas y recolección de la población, predicción de los efectos de la contaminación en la población en ecotoxicología y en el riesgo ecológico evaluación. Un enfoque útil es establecer una meta para la tasa deseada de aumento (o disminución) de una población, y utilizar la función de transferencia para determinar la mejor manera de lograr esta tasa (Hodgson and Townley, 2004).

Describe la relación no lineal exacta entre una perturbación a una tasa vital y el cambio resultante en la densidad o crecimiento de la población (Stott, *et al.*, 2011). La perturbación a un PPM puede escribirse como  $A + P$ , donde  $A$  es el PPM de interés y  $P$  es una matriz estructurada de magnitudes de perturbación. Al reconocer las diferentes formas de la matriz de perturbación, se pone a disposición de la ecología de la población un conjunto de técnicas, algoritmos y conceptos de control robustos (Hodgson and Townley, 2004). Aquí  $b$  y  $c$  son vectores de columna y fila, respectivamente, que definen las transiciones dentro de  $A$  para ser

perturbadas y p, es un escalar que define la magnitud de las perturbaciones. El análisis básico de perturbaciones desea determinar el valor propio dominante de  $A + bpc$ .

$$pG(\lambda_{\text{pert}}) = 1 \quad \text{Ecuación 10}$$

En otras palabras, para cualquier PPM y estructura de perturbación, podemos calcular la relación no lineal entre  $\lambda_{\text{pert}}$ , el valor propio dominante del PPM perturbado, y p, la magnitud de la perturbación. La función  $G(z)$  desempeña un papel fundamental en la teoría de sistemas y en la ingeniería de control. Es la función de transferencia para poder relacionar los tres elementos (A, b, c) (Hodgson and Townley, 2004).

$$G(z) = c(zI - A)^{-1}b = (zI - A)_{i,j}^{-1} \quad \text{Ecuación 11}$$

De la ecuación  $pG(z = \lambda_{\text{pert}}) = 1$ , con  $G(z)$  dado por la ecuación anterior, vemos que  $\lambda_{\text{pert}}$  es un valor propio de la matriz perturbada sí;

$$\frac{1}{(\lambda_{\text{pert}} I - A)_{i,j}^{-1}} = p \quad \text{Ecuación 12}$$

De esta manera calculamos el efecto de una perturbación en un punto concreto teniendo en cuenta tanto los conceptos lineales como los que no lo son.

Hasta ahora, se ha descrito que es una función de transferencia y su significado matemático pero ¿Cómo se aplican las funciones de transferencia a una PPM?

Para estas funciones se requieren tres parámetros: PPM, una estructura de perturbación y un rango de magnitud de perturbación.

Lo primero a la hora de realizar el análisis es definir cuál es el punto de la PPM que se pretende analizar.

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0.004 & 0.113 & 0 \\ 0.980 & 0.911 & 0 & 0 \\ 0 & 0.074 & \mathbf{0.953} & 0 \\ 0 & 0 & 0.045 & 0.980 \end{pmatrix} \quad S = \begin{pmatrix} 0 & 0.3621 & 0.3705 & 0.3678 \\ 0.0442 & 0.3789 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5658 & \mathbf{0.5789} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Figura 9. Matriz A y matriz de sensibilidad de *Orcinus orca* tomadas como ejemplo. En negrita los puntos destacados de Sensibilidad y su Equivalente en la matriz A original.

Como se ha dicho antes, para realizar un análisis basado en funciones de transferencia, nos fijamos en la matriz de sensibilidad, en concreto en el punto de mayor valor, ya que será el punto que mayor fuerza ejerza sobre  $\lambda_{\text{máx.}}$ . Aunque se puede aplicar la función de transferencia para cualquier punto de sensibilidad, aunque no sea el de mayor relevancia.

En segundo lugar, la estructura de la perturbación se da con dos vectores: “d” escoge las filas para ser perturbadas, y “e” escoge las columnas para ser perturbadas.

Por ejemplo, para perturbar el elemento [3,3] de una matriz 4x4, se introduce  $d=c(0,0,1,0)$  y  $e=c(0,0,1,0)$  en las funciones (Stott, *et al.*, 2012). Por último, la magnitud de la perturbación es un rango de valores que especifica la máxima variación que se puede aplicar para cambiar la(s) tasa(s) vital(es) (Stott, *et al.*, 2011). Por tanto, el rango de perturbación no puede sobrepasar nunca el valor de 1 al tratarse de una PPM. ¿Cómo se define el rango de perturbación? Se muestra mediante un ejemplo reflejado en la figura 10.

Observando la matriz de sensibilidad, se puede conocer cuál es el punto de mayor interés al que aplicar una función de transferencia. Aunque se puede realizar con cualquier punto de la matriz. Destacar que todo este análisis se realiza con la ayuda del programa informático Rstudio de la siguiente manera. Dada una matriz A (figura 9), en este caso extracto de la Orca que se analiza a continuación pero se expone como ejemplo, se realizan los siguientes pasos.

```
A=matrix(c(0,0.004,0.113,0.01,0.980,0.911,0,0,0,0.074,0.953,0,0,0,0.045,0.980),nrow=4,byrow=TRUE)
A
eigA<-eigen(A)
eigA
sensA<-sensitivity(A)
elasA<-elasticity(A)
##ESTA PERTURBACION NO AFECTA A OTRAS TRANSICIONES####
# d es Fila y e es Columna
# no statis (-0.953), rango posible perturbaciones en a33 = 1-(0.953+0.045)
A33<-tfa_lambda(A,d=c(0,0,1,0),e=c(0,0,1,0),prange=seq(-0.953,0.002,0.01))
plot(KW33)
## Calculo de la pendiente en el punto a33
(lambda<-Re(eigen(A)$value[1]))
sensA<-tfs_lambda(A,d=c(0,0,1,0),e=c(0,0,1,0))
abline(lambda, sensA, lty=2, col="red")
```

Figura 10. Extracto de un script de R donde se muestra, paso por paso, como aplicar las funciones de transferencia

Así, de esta manera calculamos la función de transferencia para el valor más alto de sensibilidad y se grafica para observar las diferencias entre la linealidad de la sensibilidad y la aplicación de una función de transferencia no lineal a ese mismo punto de sensibilidad.

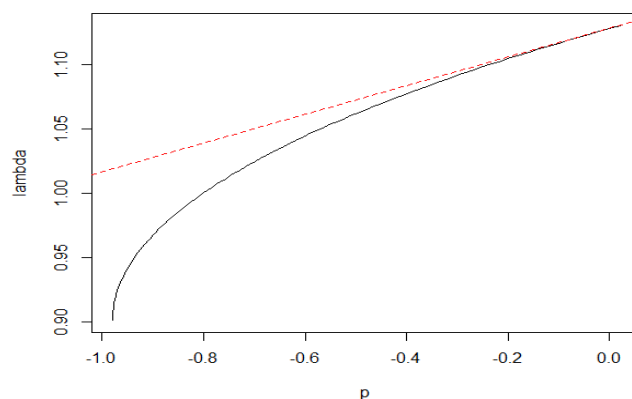


Figura 11. Representación gráfica de la aplicación del script de la Figura 10.

Se ha explicado por completo cómo funcionan las PPM y los resultados y conclusiones biológicas que se puede obtener a raíz de estas y, como todos estos análisis son de vital importancia en ecología de poblaciones. A continuación se van a exponer 5 ejemplos para comprender ver ejemplificado todo lo explicado. 4 especies diferentes de cetáceos con un ciclo vital estructurado representado por matrices 4x4 y, un ejemplo de un ciclo de vida estructurado de manera más simple con una matriz 2x2.

## **2.2. Descripción de las especies estudiadas**

Las especies de cetáceos estudiadas son todas especies que han sufrido o están expuestas a sufrir algún tipo de perturbación u explotación en algún momento de su vida. De esta manera se realiza un ensayo lo más práctico posible para ver en qué punto concreto del ciclo vital de cada una de las especies habría que invertir todo el esfuerzo posible en caso de querer proteger la población en un momento crítico. Para ello es importante tener datos tanto de crecimiento como de reproducción para ver que mecanismo de supervivencia es más efectivo y se debería potenciar en cada una de las especies analizadas.

### **- *Panopea globosa***

Empezamos la ejemplificación con el ejemplo de estructura de la población de los más sencillos que se encuentran en la naturaleza, se trata de una matriz 2x2 clasificados Maduros/Inmaduros. Para este ejemplo se ha escogido una de las especies del género *Panopea* (Familia Hiatellidae), en concreto *P.globosa*, comúnmente conocidas como almeja de sifón. Tienen una distribución cosmopolita. *Panopea* spp. son los bivalvos excavadores más grandes del mundo (Cortez-Lucero *et al.*, 2013) y sostienen pesquerías en diversas regiones. La especie *P. globosa* se explota en el Golfo de California desde el 2002 (Aragón-Noriega *et al.*, 2012). Esta especie vive enterrada en sustratos arenosos y fangosos, desde la zona intermareal baja hasta profundidades de 110 m; su crecimiento corporal es rápido durante los primeros 10 años (Ramírez Félix *et al.*, 2015). La escasa información sobre la biología de la especie aunada a un insuficiente control de la pesquería pudiera resultar en una fácil sobreexplotación del recurso a corto plazo. Dada la insuficiencia de datos pesqueros, conocer la demografía, puede ser un punto de partida para entender su productividad biológica y estimar su vulnerabilidad.

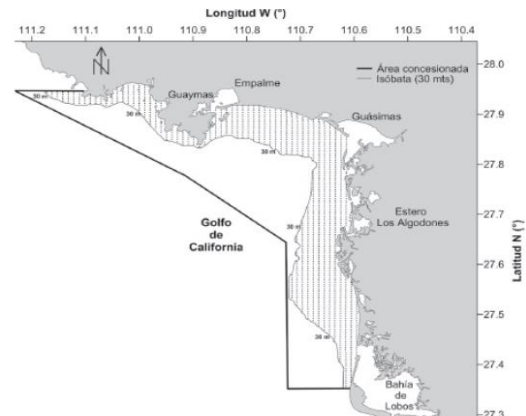
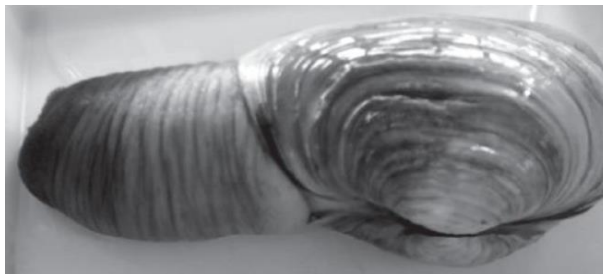


Figura 12. Foto de la especie *Panopea globosa* y su distribución espacial asociada. Foto de (Arambula-Pujol et al., 2008)

La información de la matriz y grafo de la especie se obtuvo del artículo “Análisis de elasticidad de *Panopea globosa* con base en la matriz de Lefkovitch”. Cuyo objetivo de estudio fue determinar la elasticidad y sensibilidad, además de sus correspondientes funciones de transferencia, de la población de almejas para evaluar la contribución relativa de los componentes vitales (supervivencia, crecimiento y fecundidad), utilizando una matriz de Lefkovitch de 2x2 (inmaduros/maduros) en ausencia de información de edad. (Ramírez Félix et al., 2015)

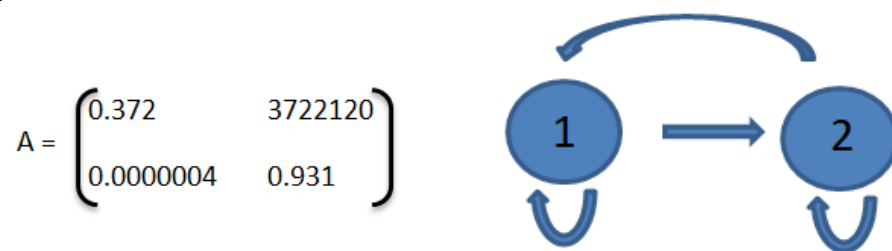


Figura 13. Matriz A con su grafo correspondiente para la *Panopea globosa*.

#### - *Orcinus orca*

La primera especie que se va a describir es la Orca, *Orcinus orca* (Linneo, 1758) (Marinespecies.org, 2019). *Orcinus orca* se trata de un cetáceo de la familia de los Delfines. Se encuentra viviendo en todos los océanos del mundo, desde el Océano Ártico, cerca del hielo compacto, hasta el Océano Antártico a la otra punta del planeta. Aunque las orcas parecen preferir aguas más frías, también se han observado en aguas tropicales. Las migraciones son muy escasas y generalmente ocupan la misma área de distribución durante todo el año. Pero, cabe destacar, que si se trasladan a otras áreas cuando el alimento se vuelve escaso. Aunque normalmente viven a profundidades de 20 a 60m de profundidad, también visitan aguas poco profundas a lo largo de las costas o se sumergen hasta 300 m en busca de alimento cuando este se vuelve escaso en su hábitat habitual. (Animal Diversity Web, 2019).



*Figura 14. Localización geográfica e imagen del cetáceo Orcinus orca. Foto de (Marinespecies.org, 2019).*

Las orcas son difíciles de estudiar en la naturaleza, por eso, algunos de sus hábitos reproductivos han sido registrados y estudiados en ballenas cautivas. Pueden reproducirse cuando las hembras entran en celo, lo que puede ocurrir varias veces al año. Sin embargo, la mayoría se reproducen en verano y nacen en otoño. Las hembras alcanzan la madurez sexual entre los 6 y los 10 años de edad mientras que los machos alcanzan su madurez sexual entre 10 y 13 años. Pero la fase de apareamiento comienza entre los 14 y 15 años de edad. (Animal Diversity Web, 2019). Las hembras tienen una cría cada 6 a 10 años, con un periodo de gestación de unos 14 meses, y dejan de reproducirse alrededor de los 40 años. El resultado es de 4 a 6 crías en un período de 25 años. El gran problema es que algunos estudios muestran que casi la mitad de todas las crías recién nacidas mueren antes de cumplir un año. (Animal Diversity Web, 2019). La dinámica de la población de orcas fue examinada usando un modelo clasificado por etapas, que representa la estructura de la población de orcas mucho más fácilmente que un modelo basado en la edad.

En este análisis se incluyeron cuatro clases de estadios: juveniles (animales de primer año), juveniles (individuos inmaduros de más de un año de edad), hembras maduras y hembras senescentes (Young, K. E., & Keith, E. O. (2011).

A continuación se expone el grafo de la especie con cada fase y sus correspondientes relaciones entre sí. Así como su matriz correspondiente su grafo correspondiente.

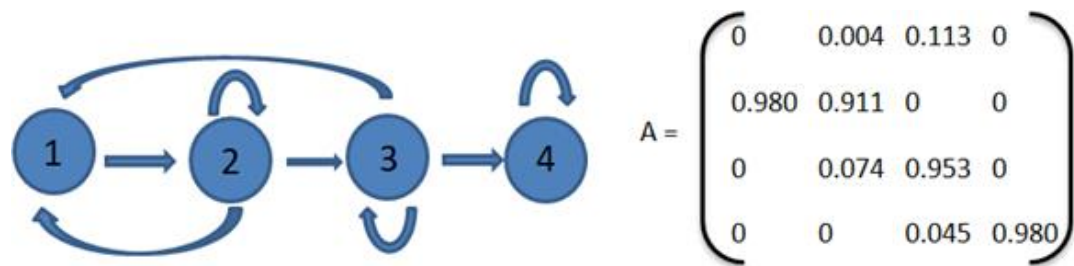


Figura 15. Grafo y matriz correspondiente con la biología de *Orcinus orca*.

Aquí observamos el grafo correspondiente a la biología de la especie con su matriz biológica asociada. Se trata de una matriz 4x4 compuesta por cuatro diferentes etapas de la vida. Observamos un grafo muy conectado entre si, con dos etapas reproductoras que aportan nuevos individuos al sistema (2 y 3), una pre y otra postreproductoras (1 y 4 respectivamente). (pie de foto)

#### - *Physeter macrocephalus*

La siguiente especie de cetáceos estudiada es el Cachalote, *Physeter macrocephalus* (Linnaeus, 1758).

El hábitat del Cachalote es el mar abierto. Más específicamente, los cachalotes pueden encontrarse en casi todas las aguas marinas más profundas de 1.000 m que no están cubiertas de hielo, excepto en el Mar Negro y posiblemente en el Mar Rojo. En algunas áreas, particularmente en el Atlántico Norte occidental, los cachalotes, especialmente los machos, pueden aparecer en aguas menos profundas. Las hembras y las crías suelen estar restringidas a aguas de latitudes inferiores a 40-50° y a zonas donde la temperatura de la superficie del mar es superior a unos 15°C (Oldredlist.iucnredlist.org, 2019). El cachalote es un animal de tamaño extremo (hasta 18 m), dimorfismo sexual (los machos maduros tienen tres veces la masa de las hembras maduras), huella ecológica (los cachalotes toman aproximadamente la misma cantidad de biomasa de los océanos que los humanos), y muchos otros atributos.

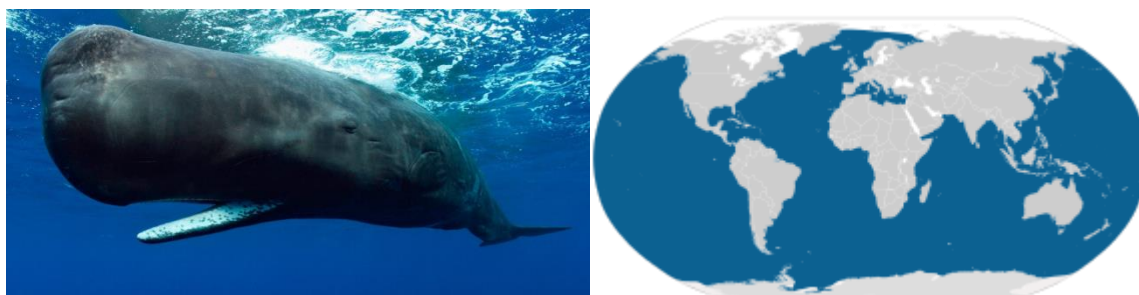


Figura 16. Imagen y distribución geográfica del *Physeter macrocephalus*. Foto de CRAM.

El valor comercial del animal (una función de su tamaño y la calidad del aceite de cachalote) impulsó dos cacerías masivas en todo el mundo: la cacería tecnológicamente primitiva de "bote abierto" de 1712-1920, y la cacería moderna de ballenas usando barcos balleneros a motor y cañones de arpón de 1910. La compleja estructura social de los cachalotes puede haber sido afectada por la caza de ballenas, disminuyendo las tasas de crecimiento potencial de la población, que de todos modos son muy bajas. En el lado positivo, los cachalotes están muy ampliamente distribuidos y su presa principal, el calamar de aguas profundas, todavía no son objetivos importantes de las pesquerías (Oldredlist.iucnredlist.org, 2019).

En cuanto al modelo utilizado para examinar la dinámica de la población de cachalotes fue similar al utilizado para la orca, es decir, crías, juveniles, hembras maduras y hembras senescentes (Young and Keith, 2011)

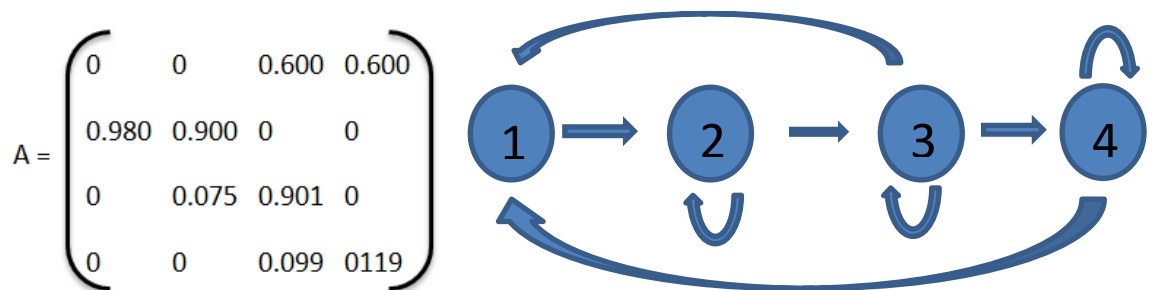


Figura 17. Matriz y grafo asociados para *Physeter macrocephalus*.

El grafo con su matriz asociada para el cachalote es igual que la descrita para el delfín. Matriz 4x4, con dos etapas no reproductoras y dos etapas cuyos organismos a los que engloba si lo son (Young and Keith, 2011).

#### - *Eubalaena glacialis*

Para finalizar, procedemos a describir la última especie de cetáceos a partir del cual subyacen los análisis. Se trata de la Ballena franca, *Eubalaena glacialis* (Müller, 1776). La ballena franca austral tiene una cabeza enorme que puede llegar a medir hasta un tercio de la longitud de su cuerpo. Las aletas son anchas y tienden a ser más en forma de abanico que las aletas puntiagudas de la mayoría de los otros cetáceos. La cabeza está cubierta de callosidades, áreas de piel áspera a las que se adhieren los piojos de las ballenas y a veces los percebes. La más grande de estas callosidades, en la parte superior de la tribuna, se llama el capó. Son de color gris pardusco a negro. Los bordes de estas placas son muy finos, reflejando las pequeñas presas capturadas por esta especie. Los adultos miden hasta unos 17m siendo las hembras más grandes que los machos y pudiendo alcanzar pesos de 80 a 100 (Species-identification.org, 2019). Las ballenas francas habitan principalmente en aguas templadas y



subpolares. Las ballenas francas boreales son ahora extremadamente raras en el Pacífico Norte y se sabe poco de su distribución actual allí. Las dos poblaciones del Atlántico Norte están supuestamente aisladas entre sí, y se cree que la población oriental está a punto de extinguirse. Las áreas de partos y alimentación en todo el mundo se encuentran con mayor frecuencia en regiones cercanas a la costa poco profundas (Species-identification.org, 2019).

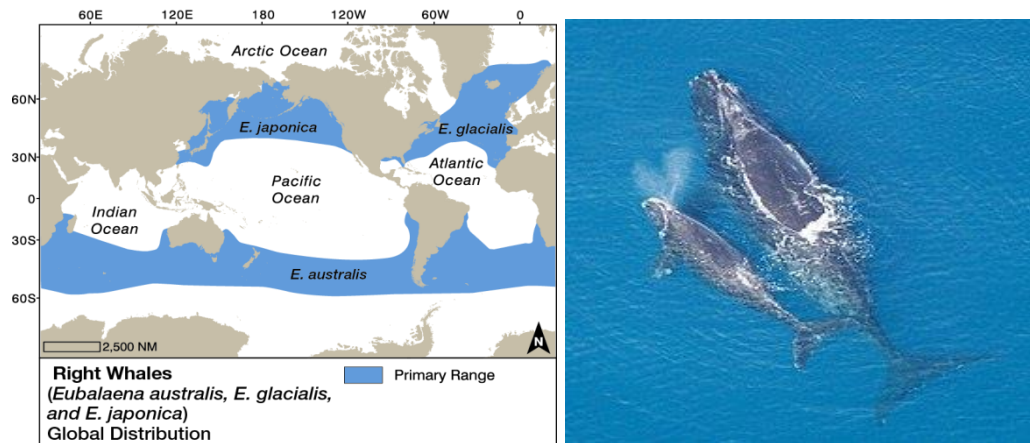


Figura 18. Localización geográfica e imagen representativa de *Eubalaena glacialis*. Foto de (Marinespecies.org, 2019).

El modelo de ciclo de vida usado para simular la dinámica de las poblaciones de ballenas francas del Atlántico Norte fue considerablemente diferente de los modelos usados anteriormente. La Etapa 1 fue de crías, la Etapa 2 fue de juveniles, la Etapa 3 fue de hembras con capacidad reproductiva, y la Etapa 4 fue de hembras con crías (Young and Keith, 2011). Este modelo es similar al utilizado por (Fujiwara and Caswell, 2001), excepto que incluyen otra etapa que representa la muerte. Sus datos se utilizaron para parametrizar la matriz de proyección de la población (Young and Keith, 2011).

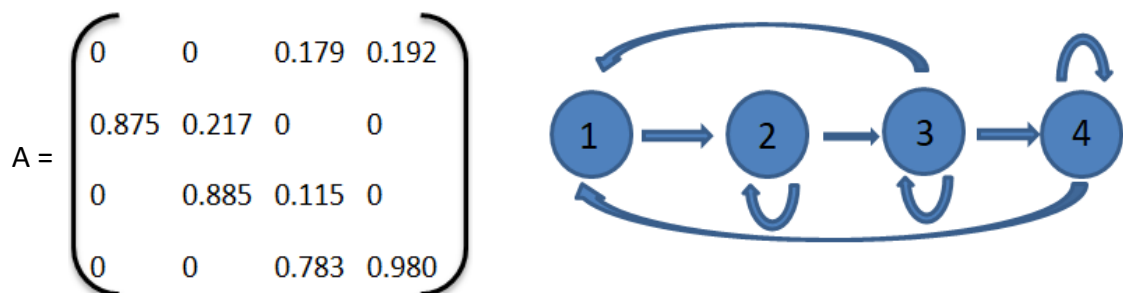


Figura 19. Grafo y matriz referentes a *Eubalaena glacialis*.

En este caso, de nuevo tenemos una matriz asociada a un grafo que es idéntico que el grafo y matriz del delfín y del cachalote. Estas estructuras son las más comunes encontradas en la naturaleza a la hora de modelizar una población estructurada.

- ***Tursiops truncatus***

La siguiente especie analizada se trata de un organismo la misma familia que las Orcas, los Delfines, en este caso se trata del *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) (Marinespecies.org, 2019). El delfín nariz de botella, como es conocido comúnmente, es probablemente el más familiar de los pequeños cetáceos debido a sus hábitos costeros, su prevalencia en cautiverio en todo el mundo y su frecuente aparición en la televisión y en la publicidad. Es un delfín grande y relativamente robusto, con un hocico achaparrado de longitud corta a moderada que está claramente separado del melón por un pliegue (Oldredlist.iucnredlist.org, 2019). Los adultos miden de 1,9 a 3,8 m, siendo los machos algo más grandes que las hembras. El peso máximo es de al menos 650 kg, aunque la mayoría de los animales son mucho más pequeños y parece haber una increíble variación entre las diferentes poblaciones. La longitud al nacer es de aproximadamente 1 a 1,3 m.



Figura 20. Imagen y distribución espacial del delfín *Tursiops truncatus*. Foto de (Marinespecies.org, 2019).

Se construyó un modelo para el delfín mular usando datos de (Stolen and Barlow, 2003). Se derivaron cuatro clases, siendo la Etapa 1 crías, la Etapa 2 hembras jóvenes (1-9 años de edad), la Etapa 3 hembras jóvenes reproductoras (10-20 años de edad), y la Etapa 4 hembras reproductoras mayores (> 20 años de edad) (Young and Keith, 2011).

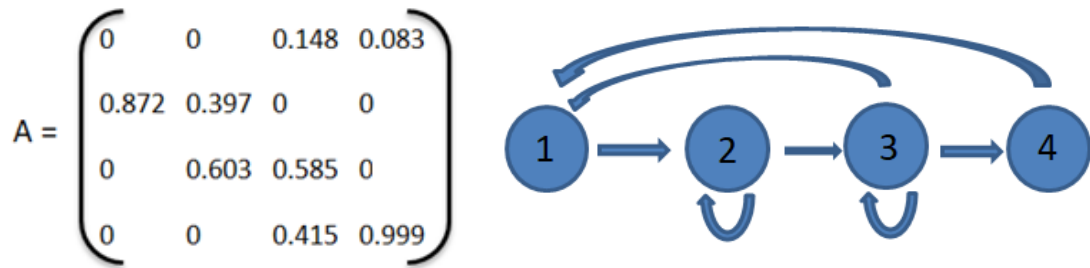
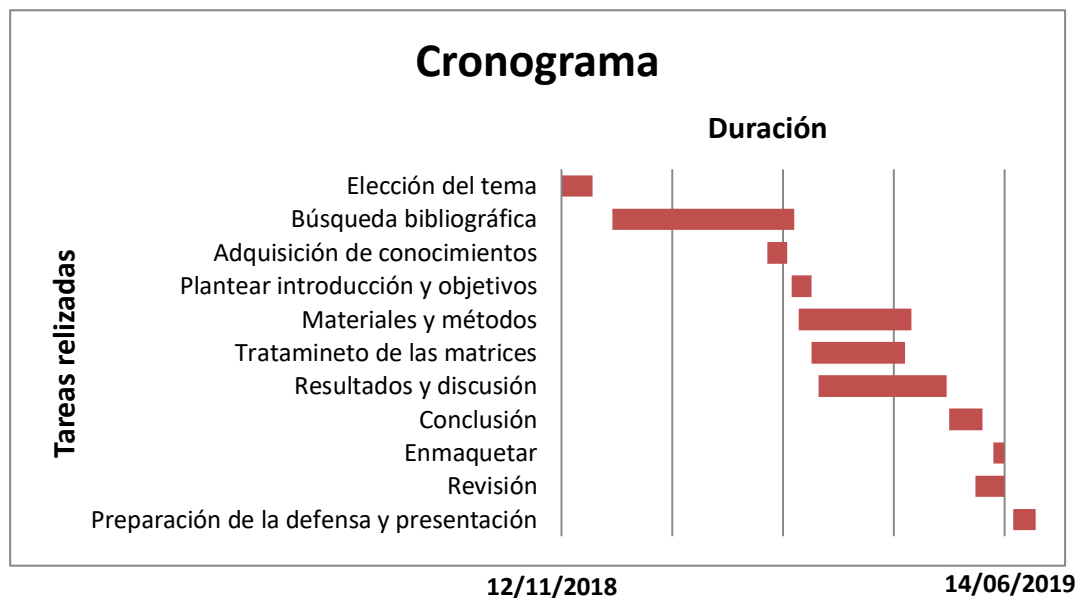


Figura 21. Matriz y grafos representativos de la biología de *Tursiops truncatus*.

### 2.3. Cronograma



## 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A continuación procedemos a comentar los resultados obtenidos del análisis de las diferentes matrices de cada una de las especies comentadas. Los análisis matriciales con los cálculos de autovalores, autovectores, elasticidades y sensibilidades, se realizaron con el programa informático “Matlab”. Mientras que las funciones de transferencia se realizaron con el programa “Rstudio”.

### 3.1.- *Panopea globosa*

La primera especie a la cual se le ha realizado el análisis es la *Panopea globosa*. En este caso y como hemos comentado analizamos una matriz Lefkovitch 2x2 con la estructura más simple que podemos encontrar, maduros → inmaduros. Los resultados muestran un lambda con un valor elevado,  $\lambda_{\text{máx}} = 1.9033$ , lo cual indica que la especie se encuentra en crecimiento positivo y de una magnitud importante. En concreto de un 90%.

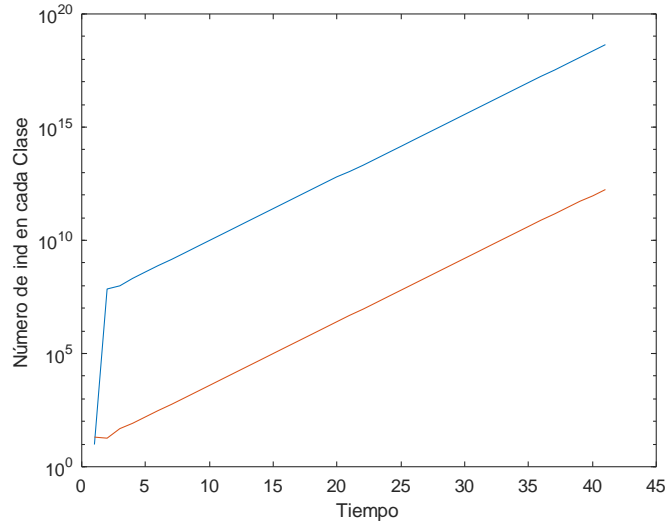


Figura 22. Gráfico donde se muestra la tendencia de la población en el tiempo reflejando el valor de  $\lambda_{m\acute{o}x} = 1.9033$ .

Comenzamos por comentar los resultados de los autovectores asociados a lambda. Lambda se encuentra en segunda posición, por lo tanto no fijamos en los valores de V y W asociados a la segunda posición.

$$W = \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix} \quad V = \begin{bmatrix} 0 & 1.4867 \end{bmatrix}$$

Figura 23. Resultados de los autovectores calculados para la matriz biológica de *Panopea globosa*.

W, nos indica que la primera etapa crece un 100% más que la segunda una vez que se alcanza la estructura estable de la población. Mientras que V nos dice que la segunda etapa es la que ocupa todo el peso reproductivo de la población. Esto tiene mucho sentido ya que la primera etapa es inmadura.

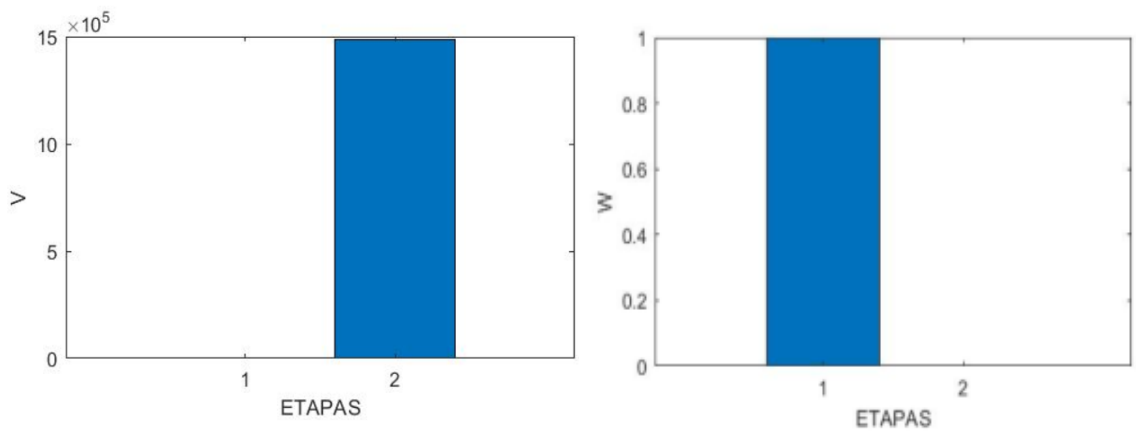


Figura 24. Representación gráfica de los autovectores asociados a  $\lambda_{m\acute{o}x}$ .

A continuación observamos las matrices de sensibilidad y elasticidad referentes a *Panopea globosa*.

$$S = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 1.4861 & 0 \end{pmatrix} \quad E = \begin{pmatrix} 0.0759 & 0.3125 \\ 0.3125 & 0.2992 \end{pmatrix}$$

Figura 25. Matrices de sensibilidad y elasticidad calculadas a partir de la matriz original. Destacados los valores más elevados.

Destacamos en este caso como, en la matriz de sensibilidad el punto más relevante, pero que a su vez es el único punto con un valor asignado, se trata de  $S_{21} = 1.4861$ . Por lo que el paso de inmaduro a maduro, el paso de  $1 \rightarrow 2$ , es el elemento que más contribuye a la biología de la especie para mejorar su progreso. Esto nos indica que, aunque la probabilidad de llegar a ser maduro es muy pequeña ( $A_{21} = 0.0000004$ ). Una vez se llega a ser maduro, tienen una probabilidad altísima de sobrevivir del 93.1% ( $A_{22} = 0.931$ ) y una capacidad brutal de reproducirse ( $f = 3722120$ ). En cuanto a la elasticidad, encontramos dos valores idénticos a la hora de contribuir en su afección a la especie. Se trata del punto  $E_{21}$  y  $E_{12}$ , lo que biológicamente viene a decir que los pasos en los que más contribuye la elasticidad a la hora de aportar información relevante sobre la especie, son los pasos de  $1 \rightarrow 2$  y de  $2 \rightarrow 1$ , es decir, pasar de ser un individuo inmaduro a uno maduro (paso  $1 \rightarrow 2$ ) y, una vez llegan a maduros, reproducirse (paso  $2 \rightarrow 1$ ).

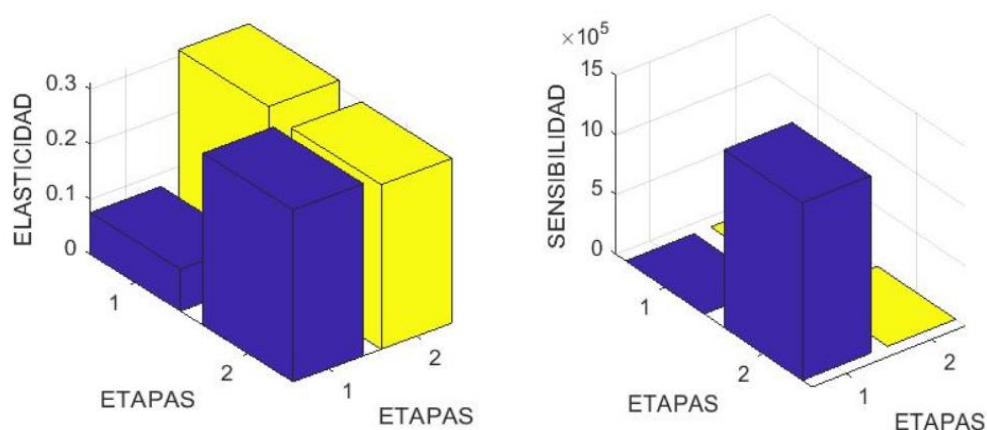


Figura 26. Gráfico de las matrices de elasticidad y sensibilidad.

Estos resultados concuerdan con lo analizado antes. Muy poca probabilidad de pasar de la primera a la segunda etapa, pero los individuos que consigues madurar, son muy potentes reproductivamente hablando y, además, presentan una alta capacidad de sobrevivir. Para terminar con el análisis de los resultados obtenidos en la manipulación de las matrices,

comparamos el punto  $S_{21}$  con la función de transferencia en ese mismo punto. Para calcular el posible rango de perturbación observamos el punto  $A_{21}$  y calculamos el posible rango como se ha explicado con anterioridad.

- # No statis (-0.0000004), rango posible perturbaciones en  $A_{21}= 1-(0.0000004 + 0.372)$
- `PG21<-tfa_lambda(PG,d=c(0,1),e=c(1,0),prange=seq(-0.0000004,0.6279996,0.01))`

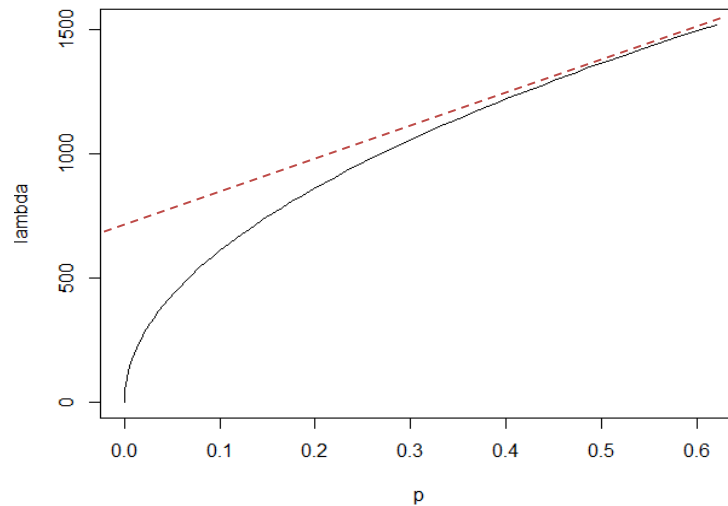


Figura 27. Representación gráfica del punto  $A_{21}$  y  $S_{21}$  aplicando la función de transferencia.

### 3.2.- *Orcinus orca*

Después de realizar el análisis matricial referente a las poblaciones de orcas, destacamos que el autovalor más grande, que llamamos como lambda, presenta un valor de 1.0253 ( $\lambda=1.0253$ ), esto indica una tasa de crecimiento de la población de un 2%. Este valor indica que la población de orcas presenta una tendencia creciente (Figura 28).

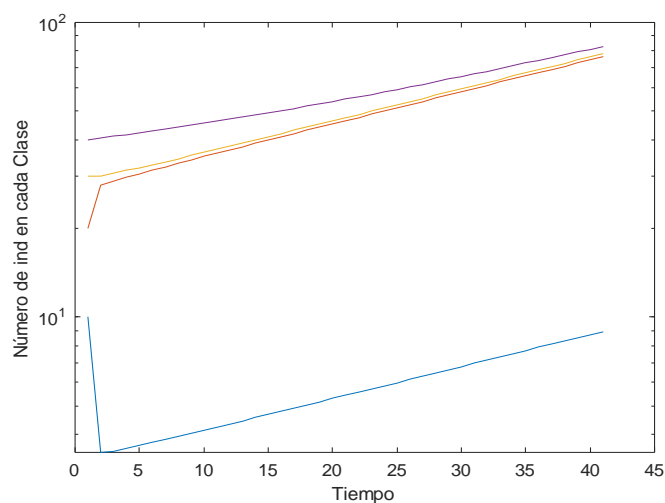


Figura 28. Representación gráfica de la proyección poblacional de *Orcinus orca*

En cuanto a los autovectores asociados a  $\lambda$ ,  $V$  y  $W$ , los resultados son los siguientes. En este caso  $\lambda$  se encuentra en segunda posición por lo que hay que fijarse en la segunda tanto fila como columna para  $V$  y  $W$  respectivamente.

$$W = \begin{pmatrix} 0.0663 \\ 0.5687 \\ 0.5818 \\ 0.5776 \end{pmatrix} \quad v = [0.6368 \quad 0.6663 \quad 0.9949 \quad 0]$$

Figura 29. Valores de los autovectores asociados a  $\lambda_{\max}$

En lo que respecta a  $V$ , nos damos cuenta de que, al alcanzar el equilibrio, las tres últimas etapas en las que se estructura la población de orcas, crecen de una manera prácticamente igual. Mientras que la primera etapa, juveniles (animales de primer año), crece muchísimo menos que las otras tres etapas, juveniles (individuos inmaduros de más de un año de edad), hembras maduras y hembras senescentes.

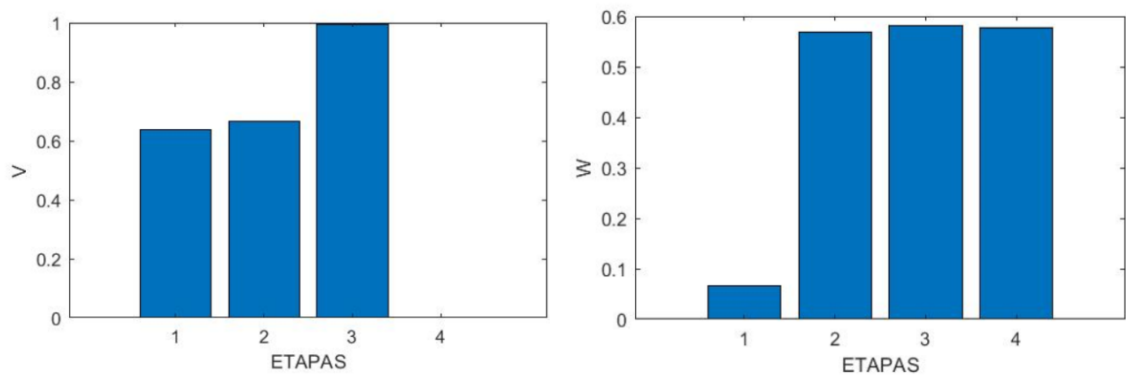


Figura 30. Representación gráfica de los autovectores asociados.

En cuanto al valor teórico reproductivo,  $V$ , observamos como la tercera etapa, hembras maduras, presenta el valor más alto, 0.9946, siendo este valor 1/3 del valor de la segunda y tercera etapa, juveniles de más de un año y hembras maduras, con valores de 0.6368 y 0.6663 respectivamente. Por tanto, podemos decir que la tercera etapa es la que más contribuye a  $\lambda$  si nos fijamos en el valor reproductivo, en concreto 1/3 más que la primera y la segunda, ya que la cuarta no contribuye al valor reproductivo de la población. Una vez proyectada la población, procedemos a analizar las matrices de sensibilidad y elasticidad calculadas con el programa Matlab.

$$E = \begin{pmatrix} 0 & 0.0014 & 0.0408 & 0 \\ 0.0422 & 0.3366 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0408 & \mathbf{0.5380} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \quad S = \begin{pmatrix} 0 & 0.3621 & 0.3705 & 0.3678 \\ 0.0442 & 0.3789 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5658 & \mathbf{0.5789} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Figura 31. Matrices de sensibilidad y elasticidad mostrando los valores más relevantes en negrita.

Como podemos observar, después de realizar los correspondientes análisis de sensibilidad y elasticidad a raíz de la matriz original, los puntos, tanto de sensibilidad como de elasticidad, que más contribuyen a la dinámica de la población son los puntos  $E_{33}$  y  $S_{33}$ , con valores de 0.5380 y 0.5789 correspondientemente. Lo que corresponde con permanecer en la tercera etapa del grafo que en este caso hace referencia al estadio de hembras maduras. Esto tiene sentido ya que la probabilidad de permanecer en la tercera etapa es elevada como muestra el valor  $A_{33} = 0.953$  de la matriz original (95.3%). Como esta es la etapa reproductiva de mayor potencial, es la que más contribuye al crecimiento de la población y por tanto a  $\lambda$ .

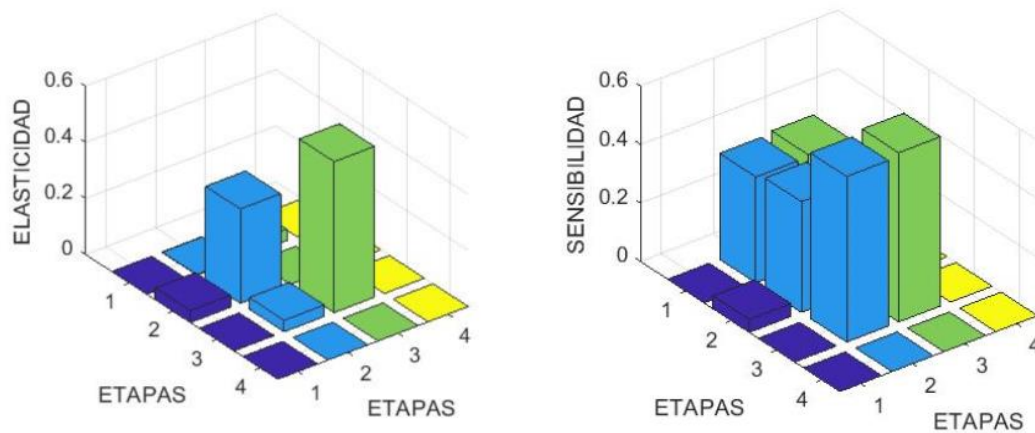


Figura 33. Gráfico 3D de las matrices de elasticidad y sensibilidad.

Ahora, procedemos a realizar la comparación entre graficar un punto de la matriz de sensibilidad y el uso de funciones de transferencia. Como hemos explicado antes, la elasticidad y sensibilidad solo miden las perturbaciones lineales, por eso realizamos las funciones de transferencia que aglutinan todo tipo de perturbaciones. Se grafica el punto de mayor interés que hemos calculado para la matriz de sensibilidad, el  $S_{33}$ . Los demás se incluirán en el anexo.

Para calcular el posible rango de perturbación observamos el punto  $A_{33}$  y calculamos el posible rango.



- No statis (-0.953), rango posible perturbaciones en  $A_{33}= 1-(0.953+0.045)$
- `KW33<-tfa_lambda(A,d=c(0,0,1,0),e=c(0,0,1,0),prange=seq(-0.953,0.002,0.01))`

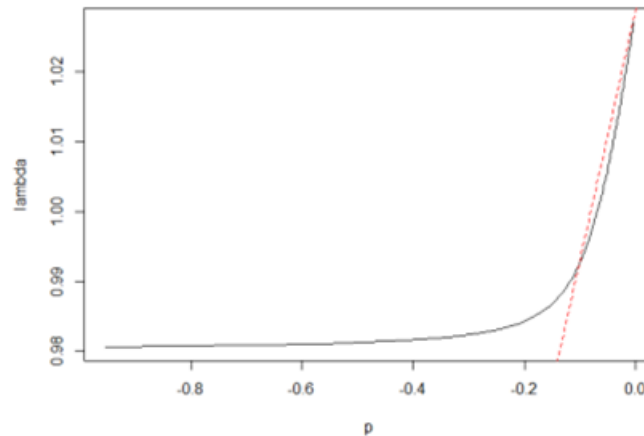


Figura 33. Gráfico comparativo del punto de sensibilidad más representativo con su función de transferencia correspondiente.

La línea roja discontinua lineal hace referencia al punto  $S_{33}$  de la matriz de sensibilidad, mientras que la línea negra hace referencia a la aplicación de las funciones de transferencia en ese punto concreto. Como podemos observar, las dos líneas coinciden prácticamente hasta que llegamos a valores de  $\lambda=0.99$ . Donde a raíz de aquí, la sensibilidad desciende drásticamente en comparación con la función de transferencia, mostrándose claras diferencias. Donde más puede influir el efecto de la función de transferencia es en valores de lambda cercanos a 1. Ya que por una mínima variación podemos decir que la población crece o decrece de manera equivocada. En este caso vemos que no hay variación significativa.

### 3.3.- *Physeter macrocephalus*

La segunda especie analizada hace referencia a una población de cachalotes. Podemos destacar que esta población muestra un ligero crecimiento, pero positivo por pequeño que sea. En este caso  $\lambda= 1.1096$ . Como en el caso anterior, la población muestra un incremento a largo plazo puesto que la población crece un 10%.

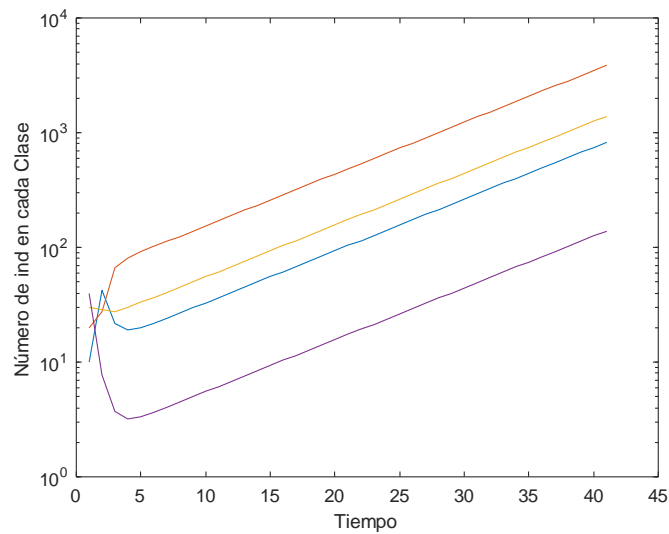


Figura 34. Tendencia que muestra la población de *Physeter macrocephalus* con el paso del tiempo.

A continuación se exponen los resultados de W y V asociados a lambda. En este caso lambda se encuentra en la primera posición.

$$W = \begin{pmatrix} 0.1972 \\ 0.9220 \\ 0.3315 \\ 0.0331 \end{pmatrix} \quad V = [0.4329 \quad 0.4901 \quad 1.3696 \quad 0.2622]$$

Figura 35. Autovectores columna y fila calculados a raíz de la matriz original

Referentemente a la estructura estable de la población, encontramos diferencias entre las distintas etapas en las que se encuentra clasificado el cachalote. La segunda fase, juveniles, es la que más crece con un valor de 0.922, el triple que la tercera fase, hembras maduras, que se encuentra en segundo lugar con un valor de 0.3315. Por último tendríamos la primera etapa con las crías y, por debajo de las crías, las hembras senescentes.

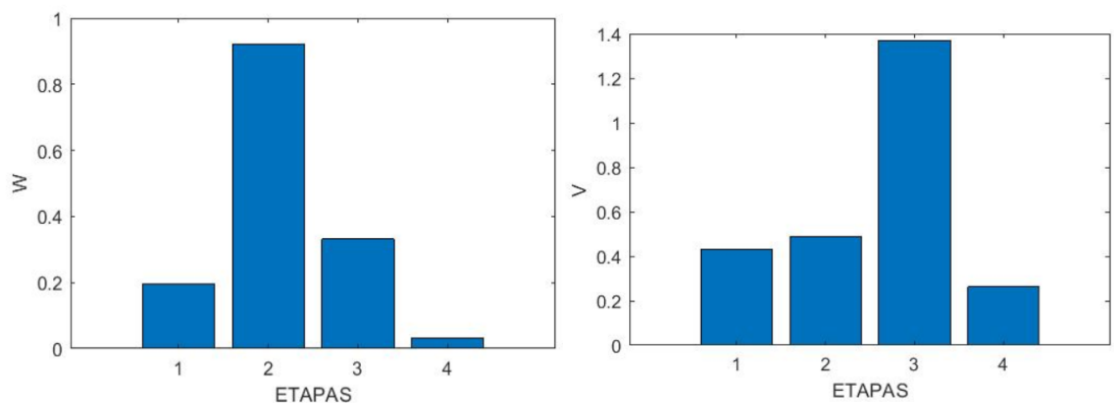


Figura 36. Gráfica referente a los autovectores W y V asociados a  $\lambda_{m\acute{a}x}$ .

En cuanto al valor reproductivo, las hembras maduras son las que presentan un valor más alto, de 1.3696. Casi el triple que crías y juveniles y unas seis veces más que las hembras senescentes. Esto tiene mucho sentido ya que la probabilidad de permanecer en la tercera etapa ( $A_{33}=0.901$ ) es de un 90.1%. Aunque presenten la misma fecundidad que las hembras senescentes ( $f=0.6$ ), la probabilidad de pasar de la etapa 3 a la 4 ( $A_{43}= 0.099$ ) es de un 10% y, además, la probabilidad de permanecer en la cuarta etapa es de un 11.9% ( $A_{44}= 0.119$ ). Por lo que el número final de hembras senescentes capaces de contribuir a la población es mucho menor que el número de hembras maduras.

De la misma manera que antes, estudiamos las matrices de E y S calculadas a raíz de la matriz original.

$$E = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0.0776 & 0.0078 \\ 0.0854 & 0.3665 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0854 & \mathbf{0.3687} & 0 \\ 0 & 0 & 0.0078 & 0.0009 \end{pmatrix} \quad S = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0.1435 & 0.0143 \\ 0.0966 & 0.4519 & 0 & 0 \\ 0 & \mathbf{1.2628} & 0.4541 & 0 \\ 0 & 0 & 0.0869 & 0.0087 \end{pmatrix}$$

*Figura 37. Matrices de elasticidad y sensibilidad con los valores más relevantes resaltados.*

En este caso las dos matrices no presentan el mismo punto como valor más elevado. Para la matriz de elasticidad el valor obtenido más alto es el referente a  $E_{33}= 0.3687$ , es decir, permanecer en la tercera etapa correspondiente a las hembras maduras que como hemos dicho antes es la etapa que mayor valor reproductivo presenta. En cuanto a la matriz de sensibilidad, el valor más alto corresponde con  $S_{32}= 1.2628$ , cuya referencia biológica es el paso de la segunda etapa a la tercera, es decir, de juveniles a hembras maduras. Por tanto, ya conocemos el punto donde mayor afección produce la sensibilidad hacia las funciones vitales recogidas en la matriz. De esta manera si quisiéramos tratar la población para una mejoría en su devenir, habría que potenciar el paso de juveniles a hembras maduras. Esto está relacionado con los resultados que muestra V, ya que las hembras maduras son la etapas con mayor valor reproductivo.

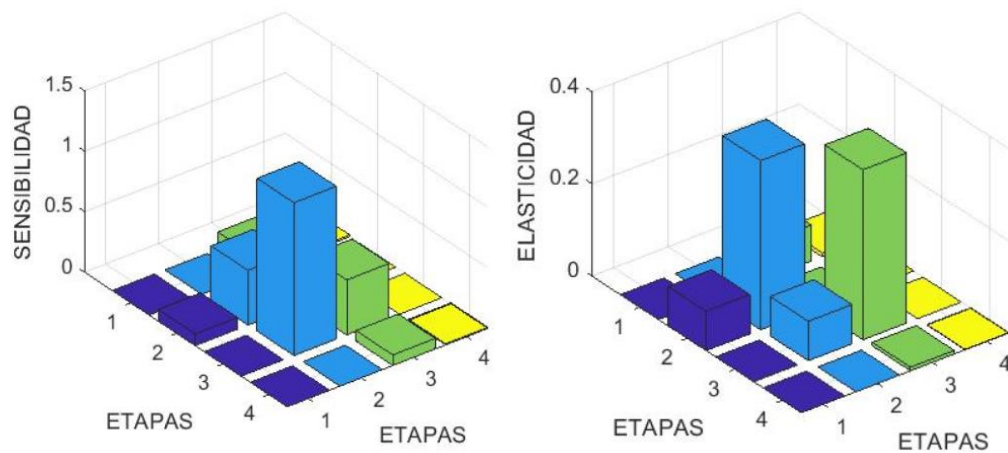


Figura 38. Gráficos referentes a la sensibilidad y elasticidad de la matriz.

Pero, de nuevo la sensibilidad nos reporta ciertos errores en cuanto a la precisión de nuestra predicción y por ello realizamos de nuevo la función de transferencia en dicho punto de la matriz. Obteniendo el siguiente gráfico.

- No statis (-0.075), rango posible perturbaciones en  $A_{32}= 1-(0.075 + 0.900)$
- `SW32<-tfa_lambda(SW,d=c(0,0,1,0),e=c(0,1,0,0),prange=seq(-0.075,0.025,0.01))`

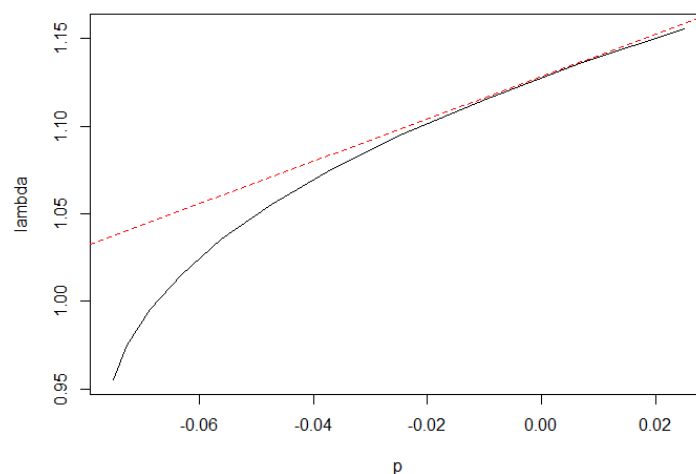


Figura 39. Punto  $S_{32}$  representado frente a la función de transferencia del punto  $A_{32}$

Aquí observamos que realizando una ligera variación por arriba y por debajo de 0, no tenemos diferencias reseñables pero, a partir del valor -0.02 vemos como hay diferencia entre lo graficado por la sensibilidad (línea roja discontinua) comparado con el valor obtenido al introducir el efecto de la función de transferencia (línea negra). En este caso, la sensibilidad produce una sobreestimación de la población bastante importante, porque cuando vamos disminuyendo la población el valor de sensibilidad no dice que lambda sea menor que 1, mientras que la tendencia en la función de transferencia dice que sí disminuye hasta valores

que harían decrecer la población. Aquí se estaría cometiendo un grave error de aproximación en cuanto a la estabilidad de la población y posterior implicación en su devenir futuro.

### 3.4.- *Eubalaena glacialis*

El siguiente cetáceo estudiado es la ballena franca, el análisis matricial revela que la población posee un  $\lambda = 0.9999$ . Por tanto, la población analizada de la ballena franca no se encuentra en muy buenas condiciones en cuanto al crecimiento de la población se refiere. En el mejor de los casos la población se mantendría estable y, a largo plazo, la población iría decayendo a una tasa de 0.0001%.

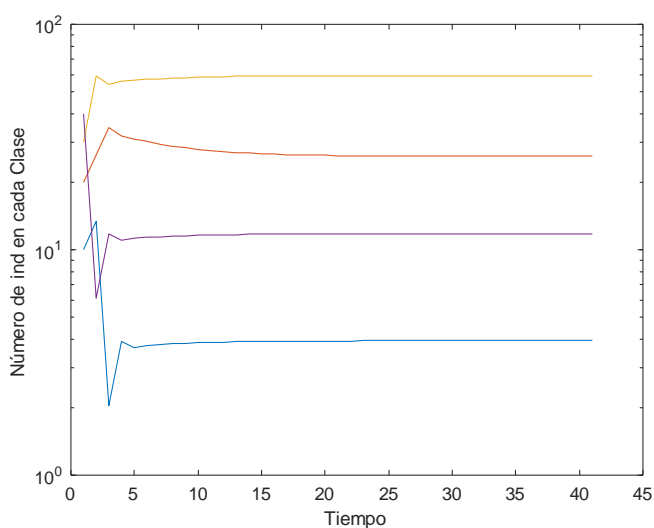


Figura 40. Tendencia mostrada por la población de *Eubalaena glacialis*.

Comentamos W y V con sus respectivos valores. La Etapa 1 fue de crías, la Etapa 2 fue de juveniles, la Etapa 3 fue de hembras con capacidad reproductiva, y la Etapa 4 fue de hembras con crías.

$$W = \begin{pmatrix} 0.0599 \\ 0.3937 \\ 0.8997 \\ 0.1788 \end{pmatrix} \quad V = \begin{pmatrix} 0.4704 & 0.5113 & 0.7083 & 0.7455 \end{pmatrix}$$

Figura 41. Autovectores asociados calculados para la población analizada.

En cuanto a los valores asociados a W, destacar que las hembras con capacidad reproductiva, etapa 3, son las que mayor crecimiento presentan para contribuir a la estructura estable con un valor de 0.8997, más del doble que los juveniles con un valor de 0.3937. Seguido de las hembras con crías y de las crías con valores muy bajitos. En cuanto a los valores referentes a V, Destacamos que todas las etapas presentan un elevado valor teórico reproductivo, siendo la primera clase la menos efectiva con un valor de 0.4704, seguida de la segunda con un valor de 0.5113. Un poco más destacados tenemos a la tercera y cuarta etapa,

con valores de 0.7083 y 0.7455 respectivamente. Siendo la cuarta etapa la más efectiva reproductivamente hablando. Aunque en la matriz A no se observe Stasis en  $A_{44}$ , observamos que esa etapa es la más efectiva, aunque no haya una elevada reproducción ( $f_4 = 0.335$ ) y las probabilidades de llegar a reproducirse ( $A_{43} = 0.190$ ), pasar de ser madura a hembras con cría, no es muy elevada. La probabilidad de reproducirse y volver a ser una hembra fértil con, de nuevo, capacidad reproductiva es muy probable ( $A_{34} = 0.830$ ). Esto quiere decir que el 83% de las hembras que se reproducen, vuelven a poder reproducirse, lo hagan o no.

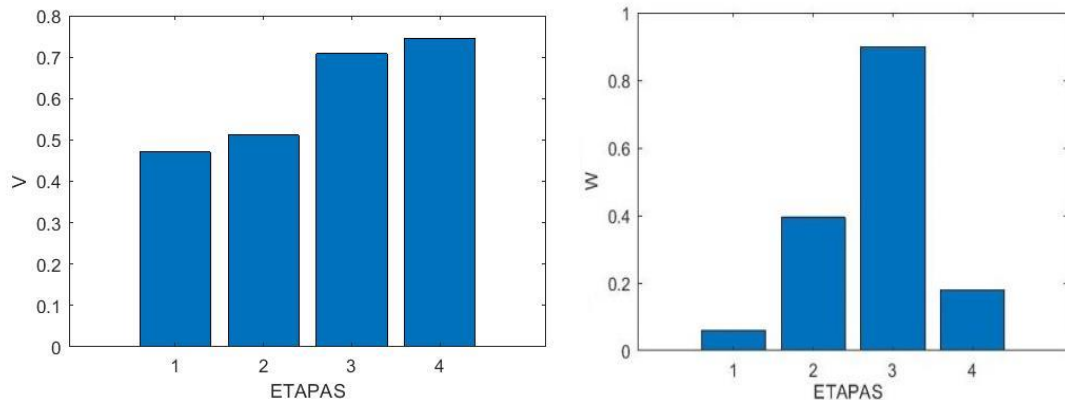


Figura 42. Gráfico de los autovectores de la matriz A de *Eubalaena glacialis*.

De nuevo, analizamos las matrices de E y S referentes a la matriz de población de la ballena franca.

$$E = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0.0282 \\ 0.0282 & 0.1731 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0223 & \mathbf{0.5098} & 0.1051 \\ 0 & 0.0059 & 0.1274 & 0 \end{pmatrix} \quad S = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0.0841 \\ 0.0306 & 0.2013 & 0 & 0 \\ 0 & 0.2789 & 0.6372 & 0.1266 \\ 0 & 0.2935 & \mathbf{0.6707} & 0 \end{pmatrix}$$

Figura 43. Matrices de elasticidad y sensibilidad con los puntos más destacados para ambos casos en **negrita**. .a

matriz de elasticidad marca como valor más representativo  $E_{33} = 0.5098$ . Lo que biológicamente significa permanencia en el tercer estadio, hembras con capacidad reproductiva, coincidiendo con la etapa que más contribuye a alcanzar la estructura estable con nos marca el vector W. Lo que la sensibilidad nos indica en esta matriz es que su valor más alto y, por tanto, que más influye en la biología de la especie es el paso de hembras con capacidad reproductiva a hembras con crías. Se trata del punto  $S_{43} = 0.6707$ . Por tanto, ya sabemos en qué estadio de la vida habría que actuar en caso de querer influir de manera positiva en la población. Esto corrobora lo explicado antes en la descripción del valor reproductivo de la especie y estructura

estable de la población. Además, con todas las cartas en la mesa observamos que la tercera etapa de la población es la clave a la hora de mantener y prosperar la población.

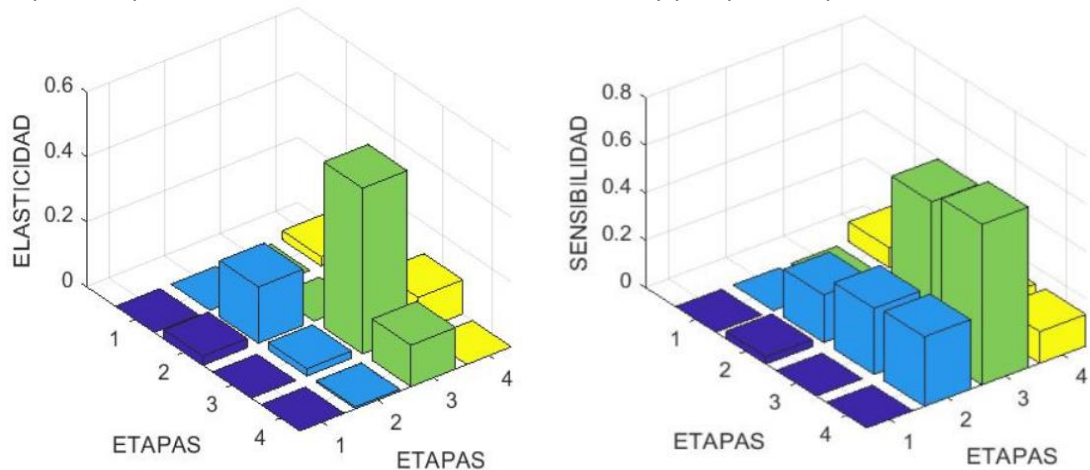


Figura 44. Representación gráfica de las matrices de elasticidad y sensibilidad.

Procedemos como anteriormente a comparar el gráfico del punto  $S_{43}$  con su correspondiente función de transferencia.

- No statis (-0.190), rango posible perturbaciones en  $A_{43} = 1 - (0.190 + 0.800)$
- `NAR43<-tfa_lambda(NAR,d=c(0,0,0,1),e=c(0,0,1,0),prange=seq(-0.190,0.01,0.01))`

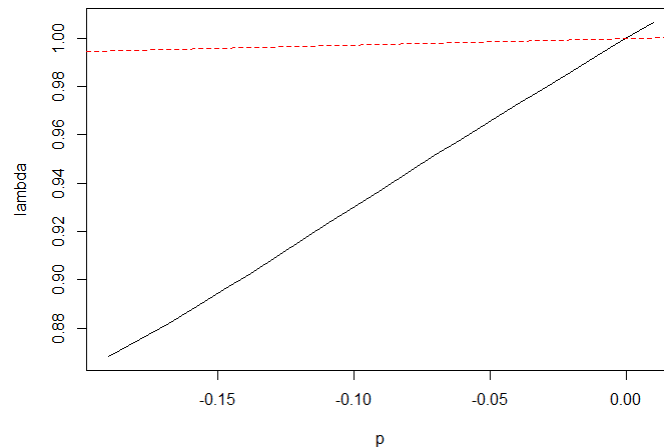


Figura 45. Función de transferencia y sensibilidad graficados para ver su relación

En este caso como podemos ver, en el punto exacto donde lambda toma el valor de 1 y p de 0, encontramos una sobreestimación de la población por parte del punto  $S_{43}$  de la sensibilidad graficado. Observamos como ligeramente supera el valor de 1 mientras que la función de transferencia indica un valor por debajo de 1. Lo que corresponde con una disminución de la población. Este es otro claro ejemplo de que las funciones de transferencia son más fiables que los valores propios de sensibilidad. También, si nos fijamos en los valores

conforme avanzamos a la izquierda en el gráfico, la sensibilidad indica una estabilidad lineal de la población, mientras que la función de transferencia una disminución lineal importante.

### 3.5.- *Tursiops truncatus*

El último del grupo de cetáceos analizados se trata del delfín nariz de botella. El análisis matricial muestra un valor de  $\lambda = 1.0669$  lo que indica un crecimiento del 6%. Crecimiento muy ligero pero, por pequeño que sea se muestra una tendencia positiva como se puede observar.

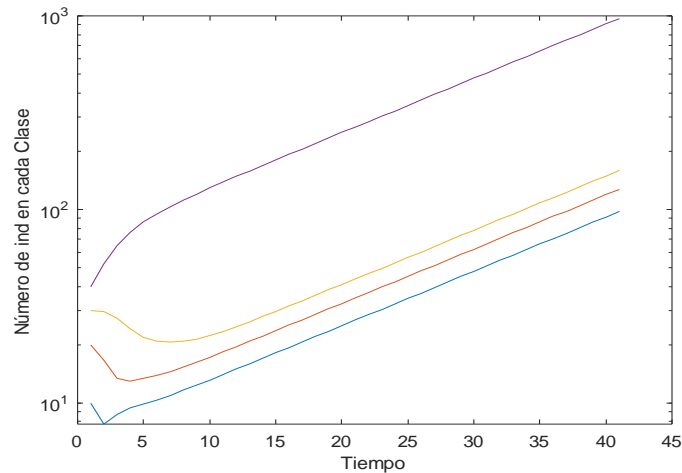


Figura 46. Tendencia de la población de *tursiops truncatus* según marca  $\lambda_{m\acute{a}x}$

Los autovectores asociados a  $\lambda$ , que se encuentra en corta posición, tienen los siguientes valores.

$$w = \begin{pmatrix} 0.0979 \\ 0.1274 \\ 0.1594 \\ 0.9740 \end{pmatrix} \quad V = \begin{pmatrix} 0.6021 & 0.7368 & 0.8185 & 0.7358 \end{pmatrix}$$

Figura 47. Valores de los autovectores calculados para estudiar la población.

En este caso, la cuarta etapa, hembras reproductoras mayores de 20 años, son las que más crecen al alcanzar la estructura estable de la población. Con un valor de 0.9740, crece unas 6 veces más que las demás etapas. Sin embargo, en cuanto al valor reproductivo teórico, la etapa 3 compuesta por hembras jóvenes reproductoras (10-20 años de edad), es la etapa que presenta un mayor valor con un valor de 0.8185. Aunque, los valores de las demás clases son muy estables. Destacamos el valor reproductivo de la cuarta etapa con un valor de 0.7358. Ya que la probabilidad de permanecer en la cuarta etapa ( $A_{44} = 0.999$ ). Por tanto la probabilidad de hembras que sobreviven en esta cuarta etapa es tan elevada que hace esta clase la más potente a la hora de contribuir al crecimiento total de la población.



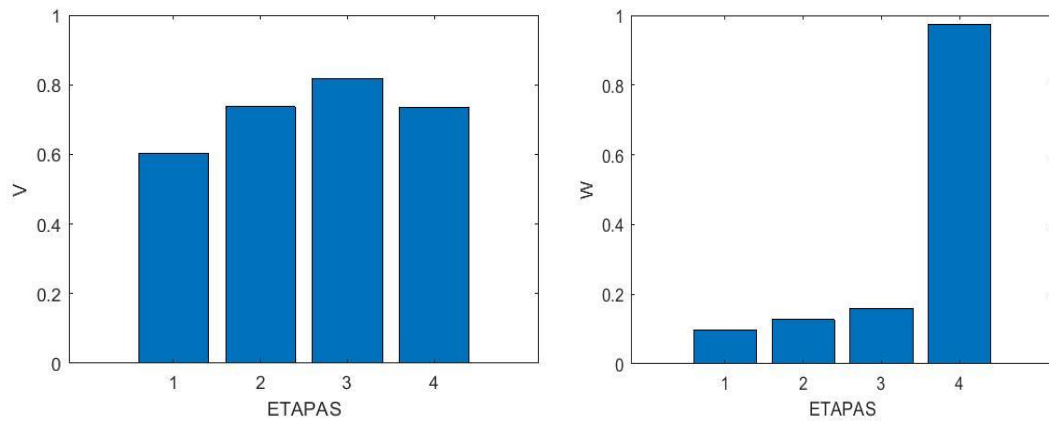


Figura 48. Gráficos correspondientes a los autovectores pertinentes.

Para terminar con los cetáceos, comentamos las matrices de sensibilidad y elasticidad del delfín nariz de botella.

$$E = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0.0133 & 0.0456 \\ 0.0589 & 0.0349 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0589 & 0.0716 & 0 \\ 0 & 0 & 0.0456 & 0.6711 \end{pmatrix} \quad S = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0.0960 & 0.5865 \\ 0.0721 & 0.0939 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1043 & 0.1305 & 0 \\ 0 & 0 & 0.1173 & 0.7167 \end{pmatrix}$$

Figura 49. Matrices de sensibilidad y elasticidad, en este caso ambos resaltan la misma etapa con el valor más elevados.

En ambas matrices el punto más relevante y que más contribuye a la hora de hacer prosperar a la especie es el punto  $E_{44}$  y  $S_{44}$  con valores de 0.6711 y 0.7167 respectivamente. Por tanto, dentro de la vida de los delfines nariz de botella, lo que más contribuye al crecimiento y mantenimiento de la población es permanecer en la cuarta etapa que corresponde con las hembras reproductoras de más de 20 años. Así que si en algún momento se viera en peligro la población de delfines y hubiera que actuar, lo más efectivo sería intentar que los delfines lleguen a adultos maduros de más de 20 años.

Destacar que ambos puntos coinciden con la cuarta etapa, de la misma forma que lo hace contribuyendo a la estructura estable de la población como indica W y V. Esto tiene mucho sentido biológico, ya que si miramos el punto  $A_{44}$  de la matriz original, hay una probabilidad de 99.9% de permanecer y sobrevivir en dicha etapa. Por lo que aunque su fecundidad no presente un valor muy alto ( $f_4=0.083$ ) 8.3%, la gran probabilidad de sobrevivir y reproducirse varias veces, hace que este valor de fecundidad sea muy relevante. Por tanto, al analizar todos los elementos posibles se deduce que la 4 etapa es la más rentable de potenciar a la hora de gestionar esta población.

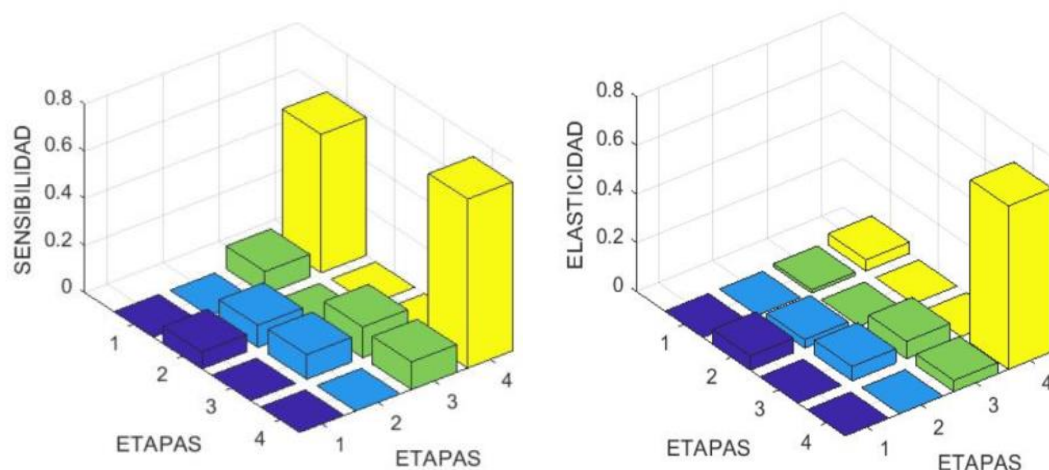


Figura 50. Gráfico de las matrices de sensibilidad y elasticidad calculadas.

En cuanto a la comparación con la función de trnsferencia del punto  $S_{44}$  con su propio observamos lo siguiente:

- No statis (-0.999), rango posible perturbaciones en  $A_{44}= 1-(0.999 + 0)$
- $BND44 < \text{tfa\_lambda}(BND, d=c(0,0,0,1), e=c(0,0,0,1), prange=\text{seq}(-0.999, 0.001, 0.01))$

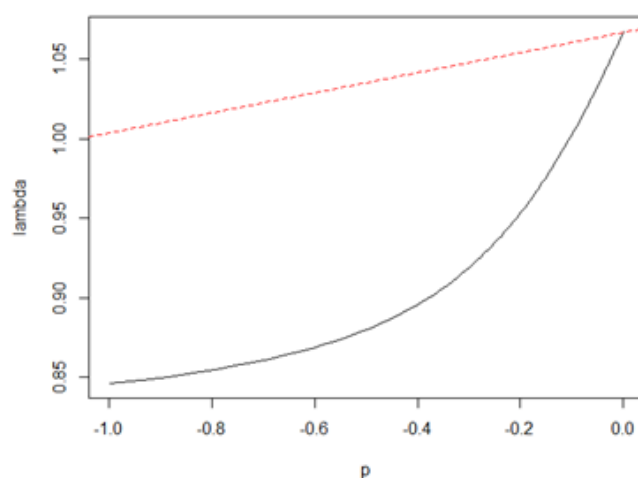


Figura 51. Tendencia mostrada al graficar la sensibilidad comparada con la función de transferencia.

Este caso es un caso muy concreto de la importancia de la aplicación de las funciones de trnaferencia en la aplicación de modelos de proyección. Como podemos observar con la única aplicación de la sensibilidad estaríamos realizando una aproximación equivocada y en este caso por bastante. Como vemos la línea negra continúa (función transferencia) es muy dispar a la que muestra linea roja discontinua lineal (la sensibilidad). En este caso también es de grán aplique la función de transferencia ya que a una ligera disminución de la población, se porduciría una grán caída en la tasa de crecimiento, cosa que no nos indica la sensibilidad por

si sola. De hecho, según la sensibilidad la población no decrecería en ningún momento y se estaría cometiendo un error fatal a la hora de gestionar esa población.

#### **4.- CONCLUSIONES**

Los problemas modernos en la ecología de la población, tales como genes y genotipos invasores, fragmentación del hábitat, la sobreexplotación y el cambio climático, podrían imponer un ciclo de vida perturbaciones de transición de suficiente magnitud para justificar análisis de perturbaciones precisos y predictivos de la dinámica del sistema (Hodgson and Townley, 2004). Las relaciones entre el crecimiento asintótico y los cambios en las tasas vitales de las poblaciones son a menudo marcadamente no lineales. (Hodgson and Townley, 2004) y existe evidencia que demuestra que éste puede ser también el caso para la dinámica transitoria. Los defensores del análisis de sensibilidad a menudo afirman que las perturbaciones del ciclo vital rara vez son lo suficientemente grandes como para justificar el cálculo de más de la respuesta aproximada de la población determinada por la sensibilidad. Sin embargo, proponemos que las presiones modernas sobre las poblaciones naturales de cualquier organismo pueden alterar significativamente las transiciones de la historia de la vida, especialmente si consideramos las estrategias de recolección y los rasgos modificados genéticamente, como la resistencia a los atógenos. El análisis de la función de transferencia es particularmente útil cuando hay que lograr una tasa "objetivo" de aumento de la población. (Hodgson and Townley, 2004).

Pero esto acarrea el problema de que los análisis de sensibilidad y elasticidad, como aproximación lineal, no son suficientes para describir las respuestas dinámicas de la población a perturbaciones no despreciables. No indican umbrales dentro de los cuales las tasas vitales pueden cambiar sin alterar las tasas de crecimiento de la población (Young and Keith, 2011).

Dado que la modelización de la población puede ayudar a identificar las tasas vitales más sensibles, el método aplicado debe ser de gran potencia como son las funciones de transferencia. Son la herramienta de mayor prioridad para desarrollar o diseñar medidas de mitigación en la gestión del riesgo con un entendimiento cualitativo (Young and Keith, 2011).

Por lo tanto, existe la necesidad de un enfoque de estilo de función de transferencia para el análisis de perturbaciones transitorias que pueda modelar la respuesta no lineal de la densidad transitoria a la perturbación (Stott, *et al.*, 2011)

El análisis de las funciones de transferencia y las técnicas de control robusto que lo acompañan están firmemente establecidas en muchas otras disciplinas cuantitativas para tratar las perturbaciones e incertidumbres de los sistemas dinámicos como es la ingeniería de control. Actualmente se están desarrollando estas técnicas acompañantes para la traducción a

problemas ecológicos: ayudarán en el análisis de estructuras con perturbaciones altamente complicadas y la evaluación gráfica de cuán propensas son las predicciones de PPM a los efectos transitorios (Hodgson and Townley, 2004).

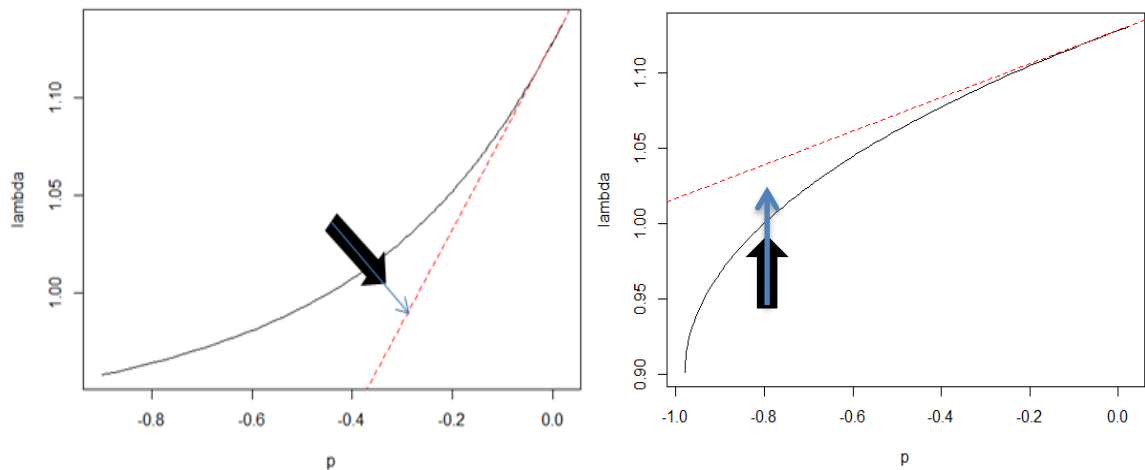
La función de transferencia, mantiene la simplicidad del análisis de sensibilidad y elasticidad, pero enfatiza que el efecto que la perturbación ejerce sobre las respuestas de la población depende, no sólo sobre la(s) tasa(s) específica(s) de transición del ciclo vital que se está(n) perturbando, sino también sobre la magnitud de la perturbación (Hodgson and Townley, 2004).

Por ejemplo, en el control de plagas, ¿qué etapas del ciclo vital deben eliminarse para causar mejor el declive de la población? En la conservación, ¿qué tasas vitales deben aumentarse (o reducirse) para promover el aumento de la población? En la cosecha, ¿podemos maximizar la eliminación de ciertas etapas del ciclo vital manteniendo al mismo tiempo un tamaño de población fijo (sin disminución neta)? Estas son preguntas importantes que merecen herramientas analíticas precisas para ayudar a resolverlas. (Hodgson and Townley, 2004).

Todo esto puede verse ejemplificado de manera algo más sencilla de la siguiente manera;

Las funciones de transferencia, juegan un papel crucial a la hora de gestionar la población y, son muchísimo más precisas que los análisis clásicos de elasticidad y sensibilidad. Con el siguiente ejemplo se pretende ejemplificar mejor la diferencia entre un análisis y otro para concluir de manera más clara. Partiendo de una población imaginaria la cual se ve afectada por una perturbación y se elimina un grupo de individuos. Siendo estos individuos el 5% del total de la población ( $\lambda$  disminuiría un 5%).

Si, por consecuencia de otra perturbación, se eliminaran tres grupos con el mismo número de individuos que en la perturbación anterior, la sensibilidad nos indicaría, según sus criterios lineales, que la población disminuiría un 15% ( $5\% \times 3 \text{ grupos} = 15\% \text{ total}$ ). En oposición a la sensibilidad, lo que nos indica la función de transferencia es que la suma del número de individuos que se elimina no sigue una relación lineal, sino exponencial.



*Figura 52. Ejemplificación visual de una mala utilización de las técnicas apropiadas para gestionar una población. Causándose en el primer caso una subestimación de la población por la sensibilidad y, en el segundo, una sobreestimación de la población si se compara con la aplicación de la función de transferencia.*

Por tanto, como se puede observar en la figura 52, una mala elección de la técnica adecuada a la hora de gestionar correctamente una población, puede llevarnos tanto a subestimar como a sobreestimar la población en un momento dado. Esto tiene vital importancia cuando se trata de valores cercanos a  $\lambda = 1$  ya que un mínimo error puede llevar a discriminar una población como en proceso de crecimiento cuando en realidad es al contrario, o viceversa. Dicho esto, hay que resaltar la importancia de aplicar funciones de transferencia a la ecología de poblaciones a la hora de gestionar una población.

## 5. BLIBLIOGRAFÍA

- Afrc.uamont.edu. (2019). [online] Available at: <http://www.afrc.uamont.edu/whited/Stage-structured%20matrix%20population%20modeling.pdf> [Accessed 29 May 2019].
- Animal Diversity Web. (2019). Orcinus orca (killer whale). [online] Available at: [https://animaldiversity.org/accounts/orcinus\\_orca/](https://animaldiversity.org/accounts/orcinus_orca/) [Accessed 29 May 2019].
- Anon, (2019). [online] Available at: [https://www.researchgate.net/publication/271748126\\_Pod-Specific\\_Demography\\_of\\_Killer\\_Whales\\_Orcinus\\_Orca/download](https://www.researchgate.net/publication/271748126_Pod-Specific_Demography_of_Killer_Whales_Orcinus_Orca/download) [Accessed 29 May 2019].
- Arambula-Pujol, E. M., García-Juárez, A. R., Alcántara-Razo, E., & Aragón-Noriega, E. A. (2008). Aspectos de biología reproductiva de la almeja de sifón *Panopea globosa* (Dall 1898) en el Golfo de California. *Hidrobiológica*, 18(2), 89-98.
- Aulavirtual.um.es. (2019). [online] Available at: [https://aulavirtual.um.es/access/content/group/1861\\_G\\_2017\\_N\\_N/2%20Teor%C3%ADa/Tema%209%20Din%C3%A1mica%20de%20poblaciones%20y%20demograf%C3%ADa.pdf](https://aulavirtual.um.es/access/content/group/1861_G_2017_N_N/2%20Teor%C3%ADa/Tema%209%20Din%C3%A1mica%20de%20poblaciones%20y%20demograf%C3%ADa.pdf) [Accessed 29 May 2019].
- Brault, S., & Caswell, H. (1993). Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology*, 74(5), 1444-1454.
- Brewster-Geisz, K. K., & Miller, T. J. (2000). Management of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*: implications of a stage-based model. *Fishery Bulletin*, (2).
- Brewster-Geisz, K. K., & Miller, T. J. (2000). Management of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*: implications of a stage-based model. *Fishery Bulletin*, (2).
- Caswell, H. (1978). A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical population biology*, 14(2), 215-230.
- Caswell, H., & Kaye, T. N. (2001). Stochastic demography and conservation of an endangered perennial plant (*Lomatium bradshawii*) in a dynamic fire regime.
- Cite This For Me. (2019). Ahorra Tiempo y Mejora tus Notas con Cite This for Me, la Herramienta Para Citaciones Automáticas Número 1. [online] Available at: <http://www.citethisforme.com/es> [Accessed 3 Jun. 2019].
- CRAM. (2019). Cachalote (*Physeter macrocephalus*) - CRAM. [online] Available at: <https://cram.org/catalogo-de-especies/mamiferos-marinos/cetaceos/cachalote/> [Accessed 2 Jun. 2019].
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., & Caswell, H. (1986). Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67(5), 1427-1431.
- Fujiwara, M., & Caswell, H. (2001). Demography of the endangered North Atlantic right whale. *Nature*, 414(6863), 537.
- Geohistoriahumanidades.files.wordpress.com. (2019). [online] Available at: <https://geohistoriahumanidades.files.wordpress.com/2010/11/massimo-livi-introduccion-a-la-demografia.pdf> [Accessed 29 May 2019].
- Gerber, L. R., & Heppell, S. S. (2004). The use of demographic sensitivity analysis in marine species conservation planning. *Biological Conservation*, 120(1), 121-128.

- Hodgson, D. J., & Townley, S. (2004). Methodological insight: linking management changes to population dynamic responses: the transfer function of a projection matrix perturbation. *Journal of Applied Ecology*, 41(6), 1155-1161.
- Lefkovitch, L. P. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 1-18.
- Leslie, P. H. (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33(3), 183-212.
- Marinespecies.org. (2019). WoRMS - World Register of Marine Species - *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758). [online] Available at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=137102#distributions> [Accessed 29 May 2019].
- Marinespecies.org. (2019). WoRMS - World Register of Marine Species - *Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758. [online] Available at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=137119#distributions> [Accessed 29 May 2019].
- Marinespecies.org. (2019). WoRMS - World Register of Marine Species - *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). [online] Available at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=137111#distributions> [Accessed 29 May 2019].
- Oldredlist.iucnredlist.org. (2019). *Tursiops truncatus* (Bottle-nosed Dolphin, Bottlenosed Dolphin, Bottlenose Dolphin, Common Bottlenose Dolphin). [online] Available at: <http://oldredlist.iucnredlist.org/details/22563/0> [Accessed 29 May 2019].
- Pérez Valencia, S. A., & Aragón Noriega, E. A. (2012). Determinación de biomasa y bancos de la almeja de sifón *Panopea globosa* (Dall, 1898) en una zona virgen del Alto Golfo de California. *Interciencia*, 37(9).
- Ramírez Félix, E. A., Márquez-Farías, J. F., García Esquivel, Z., & Castillo Vargasmachuca, S. G. (2015). Análisis de elasticidad de *Panopea globosa* con base en la matriz de Lefkovitch. *Hidrobiológica*, 25(1), 120-126.
- Species-identification.org. (2019). Marine Species Identification Portal : Marine Mammals of the World : Quiz. [online] Available at: [http://species-identification.org/species.php?menuentry=quiz&species\\_group=marine\\_mammals](http://species-identification.org/species.php?menuentry=quiz&species_group=marine_mammals) [Accessed 29 May 2019].
- Stolen, M. K., & Barlow, J. (2003). A model life table for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from the Indian River Lagoon System, Florida, USA. *Marine mammal science*, 19(4), 630-649.
- Stott, I., Hodgson, D. and Townley, S. (2012). popdemo: an R package for population demography using projection matrix analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), pp.797-802.
- Uv.mx. (2019). [online] Available at: <https://www.uv.mx/personal/tcarmona/files/2010/08/Morlans-2004.pdf> [Accessed 29 May 2019].
- Young, K. E., & Keith, E. O. (2011). A comparative analysis of cetacean vital rates using matrix population modeling analysis of cetacean vital rates. *International Journal of Applied*, 1(6).

## ANEXO

Funciones de transferencia para cada uno de los puntos de todas las matrices analizadas.

### *Orcinus orca*

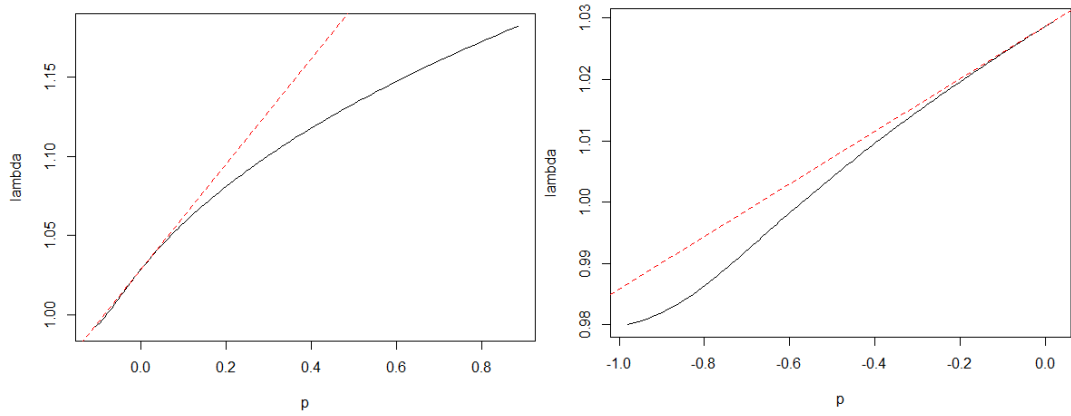


Figura 53. Función de transferencia para los puntos  $A_{13}$  y  $A_{21}$  respectivamente.

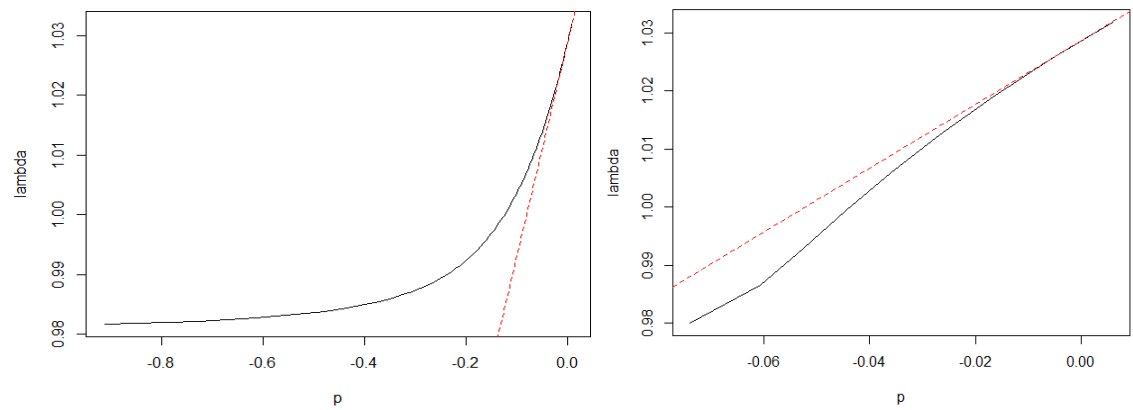


Figura 54. Función de transferencia para los puntos  $A_{22}$  y  $A_{32}$  respectivamente.

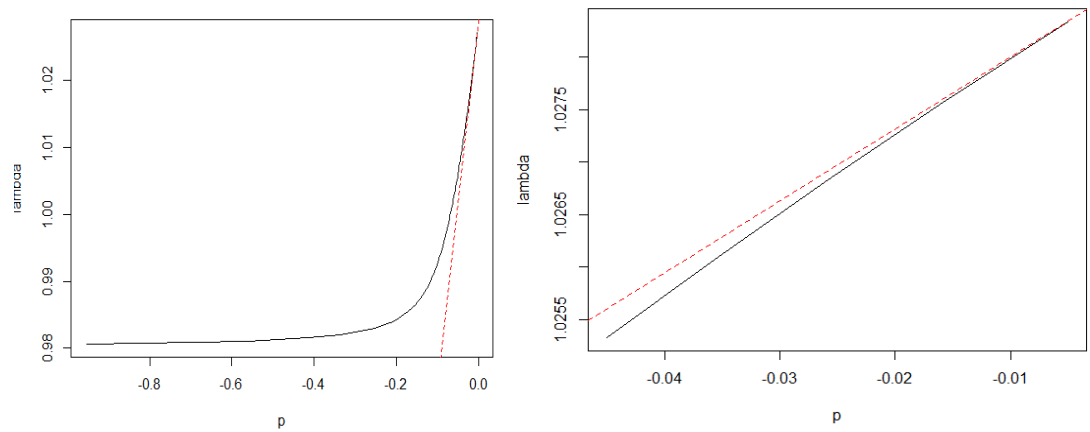


Figura 55. Función de transferencia para los puntos  $A_{33}$  y  $A_{43}$  respectivamente.



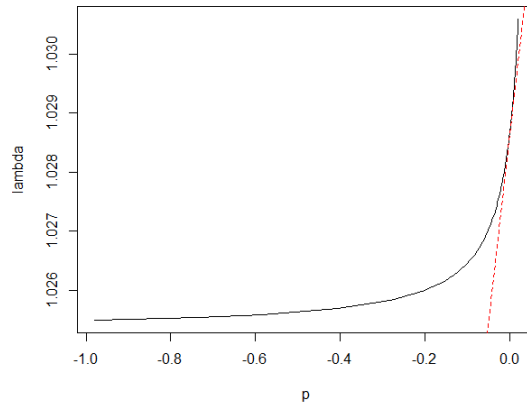


Figura 56. Función de transferencia para los puntos  $A_{44}$ .

**Physeter macrocephalus**

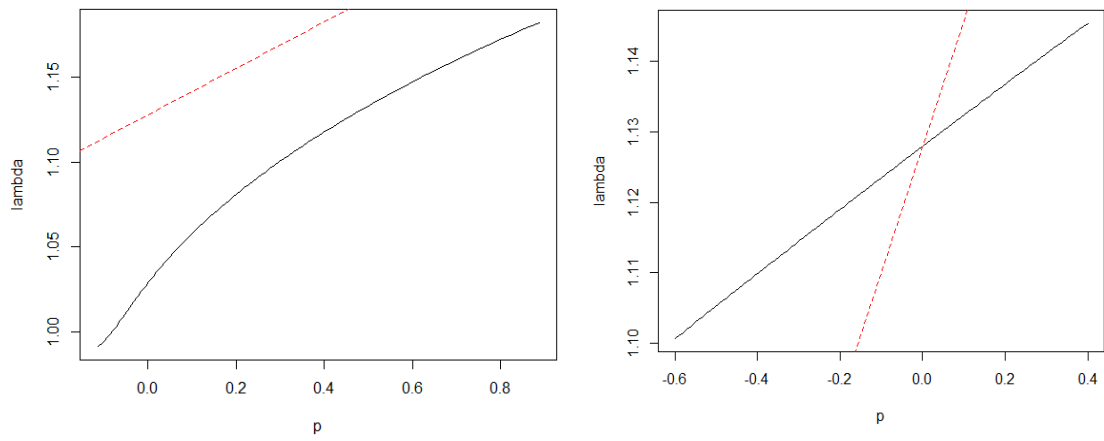


Figura 57. Función de transferencia para los puntos  $A_{13}$  y  $A_{14}$  respectivamente.

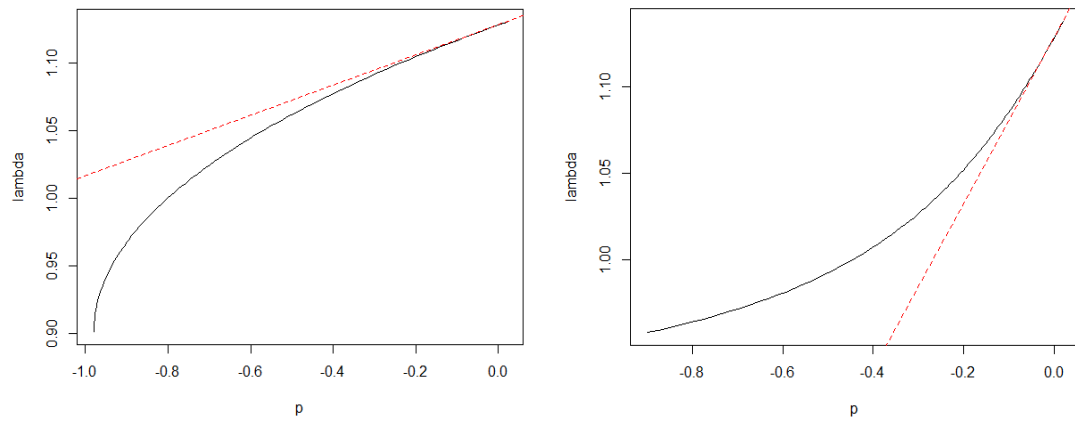


Figura 58. Función de transferencia para los puntos  $A_{21}$  y  $A_{22}$  respectivamente.

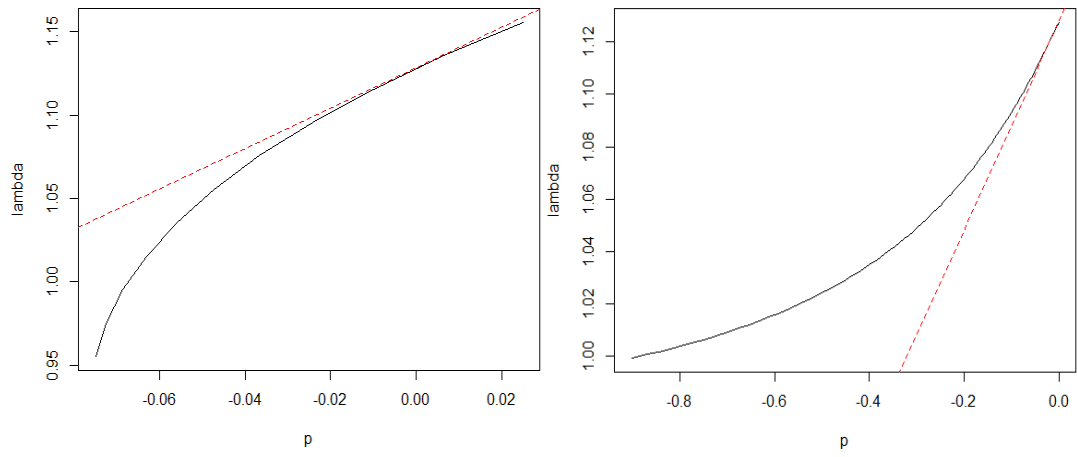


Figura 59. Función de transferencia para los puntos  $A_{32}$  y  $A_{33}$  respectivamente.

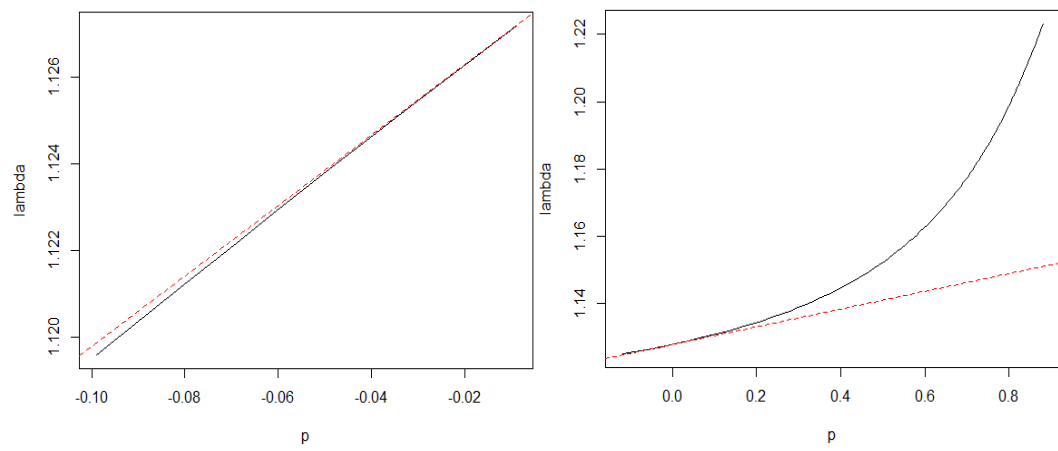


Figura 60. Función de transferencia para los puntos  $A_{43}$  y  $A_{44}$  respectivamente.

### **Eubalaena glacialis**

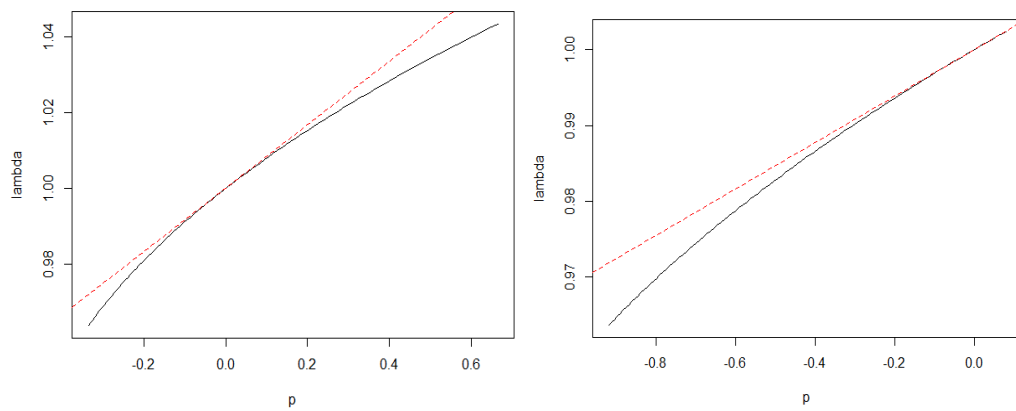


Figura 61. Función de transferencia para los puntos  $A_{14}$  y  $A_{21}$  respectivamente.

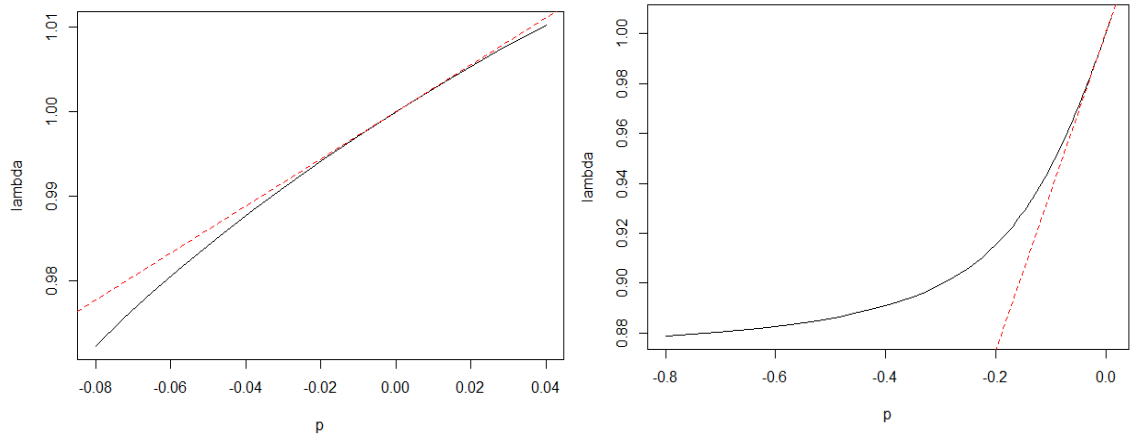


Figura 62. Función de transferencia para los puntos  $A_{22}$  y  $A_{32}$  respectivamente.

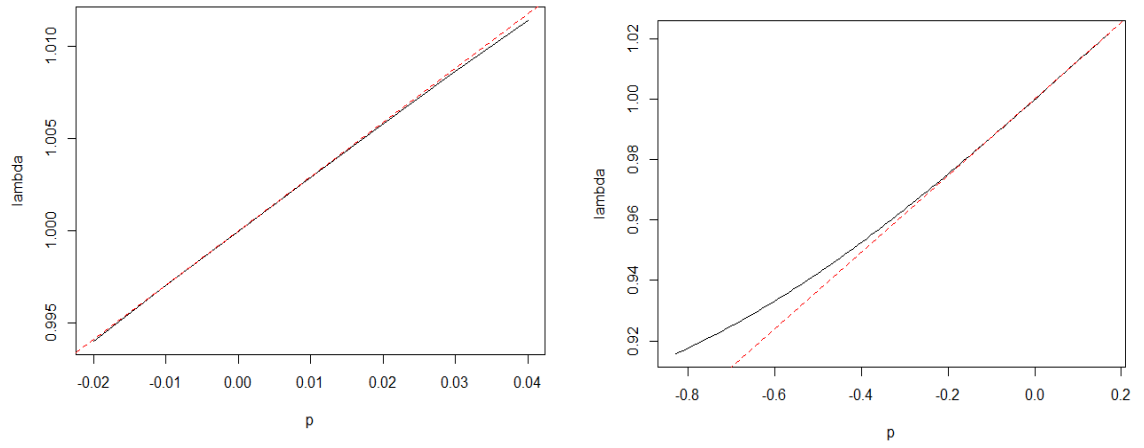


Figura 63. Función de transferencia para los puntos  $A_{42}$  y  $A_{34}$  respectivamente.

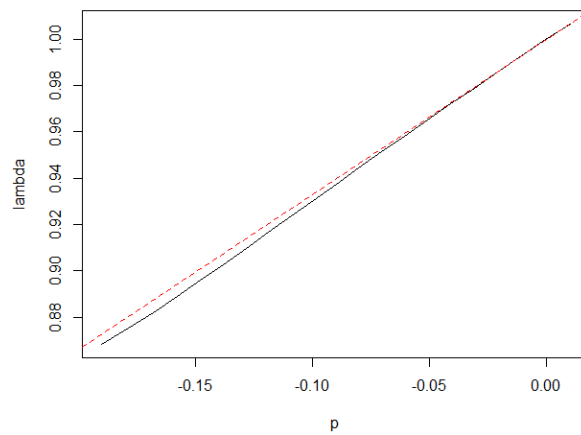


Figura 64. Función de transferencia para los puntos  $A_{43}$ .

**Tursiops truncatus**

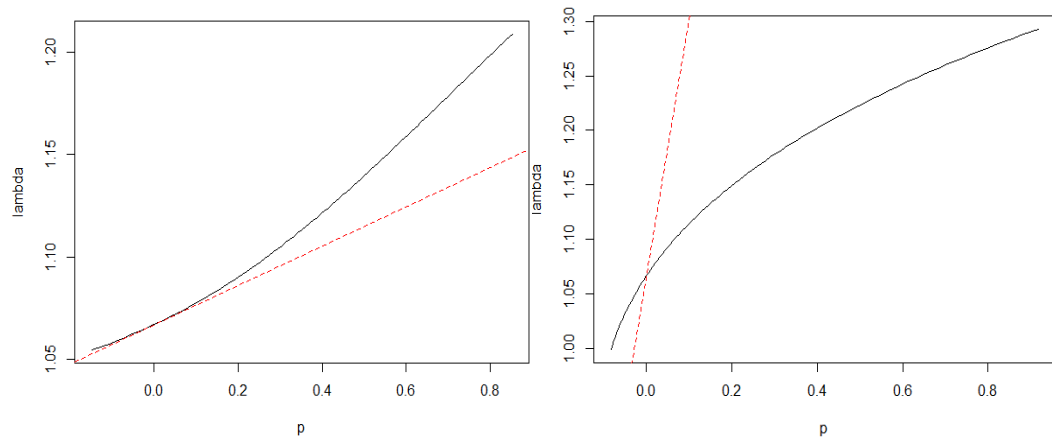


Figura 65. Función de transferencia para los puntos  $A_{13}$  y  $A_{14}$  respectivamente.

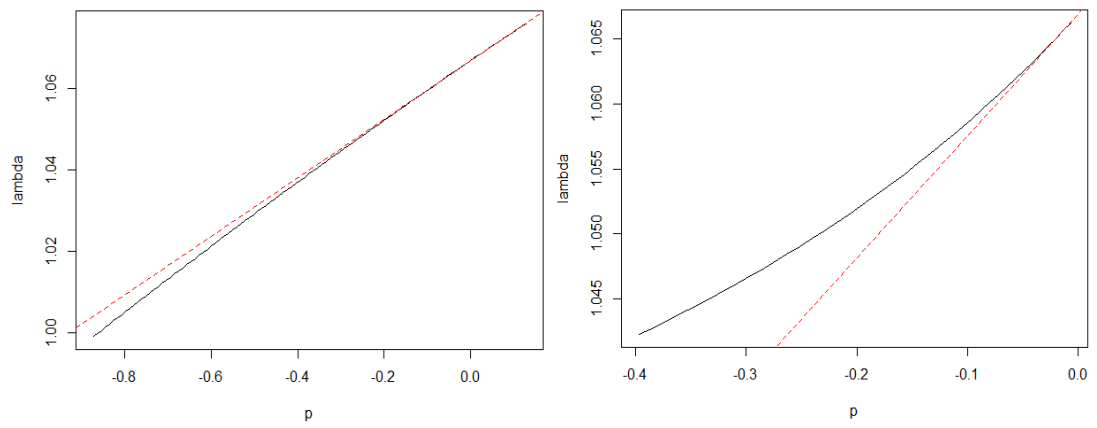


Figura 66. Función de transferencia para los puntos  $A_{43}$  y  $A_{44}$  respectivamente.

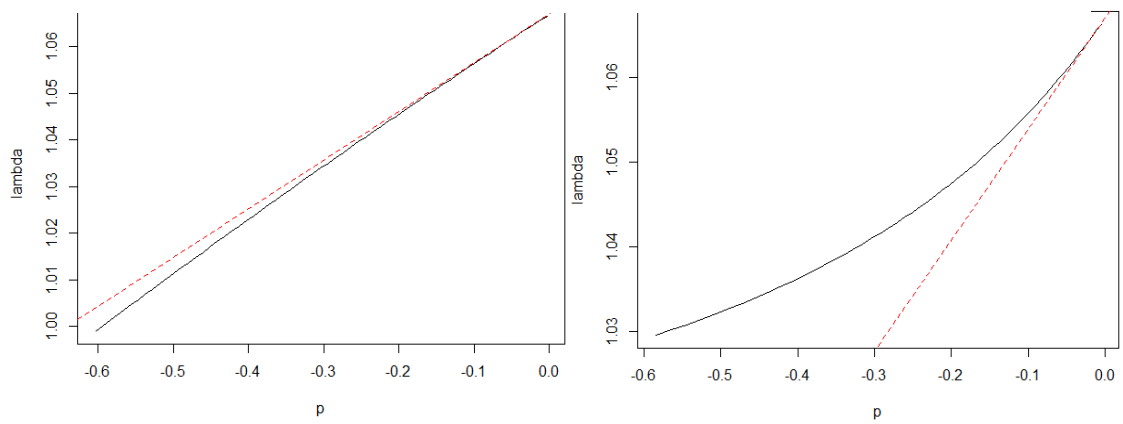


Figura 67. Función de transferencia para los puntos  $A_{32}$  y  $A_{22}$  respectivamente.

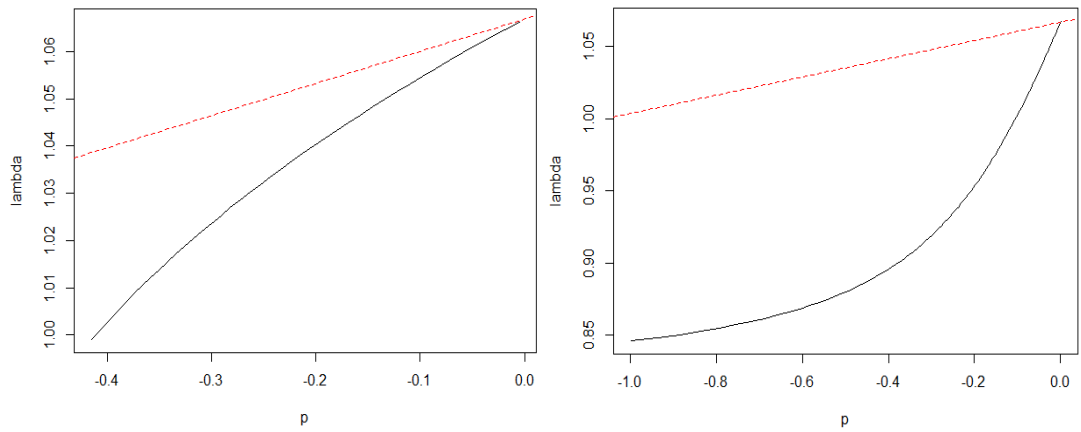


Figura 68. Función de transferencia para los puntos  $A_{43}$  y  $A_{44}$  respectivamente.

### Script de Rstudio para la aplicación de funciones de transferencia:

```
#PAQUETES
```

```
library(popdemo)
```

```
library(popbio)
```

```
library(fields)
```

```
library(lattice)
```

```
library(latticeExtra)
```

```
### Panopea globosa ###
```

```
PG=matrix(c(0.372,3722120,0.0000004,0.931),nrow=2,byrow=TRUE)
```

```
PG
```

```
eig<-eigen(PG)
```

```
eig
```

```
sensPG<-sensitivity(PG)
```

```
elasPG<-elasticity(PG)
```

```
tf1<-tfa_lambda(A,d=c(0,0,1,0),e=c(0,0,1,0),prange=seq(-0.0000004,0.6279,0.01))
```

```
plot(tf1)
```

```
# calculo de la pendiente en el punto a21
```

```
(lambda<-Re(eigen(PG)$value[1]))
```

```
sensA<-tfs_lambda(PG,d=c(0,1), e=c(1,0))
```

```
abline(lambda, sensA, lty=2, col="2")
```

```
### Orcinus orca ###
```

```
A=matrix(c(0,0.004,0.113,0.01,0.980,0.911,0,0,0,0.074,0.953,0,0,0,0.045,0.980),nrow=4,byrow=TRUE)
```

```
A
```

```
eig<-eigen(A)
```

```
eig
```

```
sensA<-sensitivity(A)
```

```
elasA<-elasticity(A)
```

```
tf1<-tfa_lambda(A,d=c(0,0,1,0),e=c(0,0,1,0),prange=seq(-0.953,0.002,0.01))
```

```
plot(tf1)
```

```
# calculo de la pendiente en el punto a22
```

```
(lambda<-Re(eigen(A)$value[1]))
```

```
sensA<-tfs_lambda(A,d=c(0,1,0,0), e=c(0,1,0,0))
```

```
abline(lambda, sensA, lty=2, col="2")
```

```
### Physeter macrocephalus ###
```

```
SW=matrix(c(0,0,0.600,0.600,0.980,0.900,0,0,0,0.075,0.901,0,0,0.075,0.099,0.119),nrow=4,byrow=TRUE)
```

```
eigSW<-eigen(SW)
```

```
eigSW
```

```
sensSW<-sensitivity(SW)
```

```
elasSW<-elasticity(SW)
```

```
tf3<-tfa_lambda(SW,d=c(0,0,1,0),e=c(0,1,0,0),prange=seq(-0.075,0.025,0.01))
```

```
plot(tf3)
```

```
# calculo de la pendiente en el punto a32
```

```
(lambdaSW<-Re(eigen(SW)$value[1]))
```

```
sensSW<-tfs_lambda(SW,d=c(0,0,1,0), e=c(0,1,0,0))
```

```
abline(lambdaSW, sensSW, lty=2, col=2)
```

```
### Eubalaena glacialis ###
```

```
NAR=matrix(c(0,0,0,0.335,0.920,0.860,0,0,0,0.080,0.800,0.830,0,0.020,0.190,0),nrow=4,byrow=TRUE)
```

```
eigNAR<-eigen(NAR)
```

```
eigNAR
```

```
sensNAR<-sensitivity(NAR)
```

```

elasNAR<-elasticity(NAR)
tf4<-tfa_lambda(NAR,d=c(0,0,0,1),e=c(0,0,1,0),prange=seq(-0.190,0.01,0.01))
plot(tf4)
# calculo de la pendiente en el punto A43
(lambdaNAR<-Re(eigen(NAR)$value[1]))
sens1<-tfs_lambda(NAR,d=c(0,0,0,1), e=c(0,0,1,0))
abline(lambdaNAR, sensNAR, lty=2, col=2)

#### Tursiops truncatus ####
BND=matrix(c(0,0,0.148,0.083,0.872,0.397,0,0,0.603,0.585,0,0,0.415,0.999),nrow=4,byrow
=TRUE)
eigBND<-eigen(BND)
eigBND
sensBND<-sensitivity(BND)
elasBND<-elasticity(BND)
tf5<-tfa_lambda(BND,d=c(0,0,0,1),e=c(0,0,1,0),prange=seq(-0.190,0.01,0.01))
plot(tf4)
# calculo de la pendiente en el punto A43
(lambdaBND<-Re(eigen(BND)$value[1]))
sensBND<-tfs_lambda(BND,d=c(0,0,0,1), e=c(0,0,1,0))
abline(lambdaBND, sensBND, lty=2, col=2)

```

**Script genérico de Matlab para el cálculo de autovectores y gráficos de todas las especies analizadas. Solo habría que variar la matriz y la posición de lambda para los autovectores.**

```

A=[0 0.004 0.113 0
0.980 0.911 0 0
0 0.074 0.953 0
0 0 0.045 0.980]

Eig(A)                # Cálculo de autovalor
[W,D]=eig(A)          # Cálculo de W y D
V=inv(W)              # Cálculo de V
[E,S]=eigen(A)        # Cálculo de sensibilidad y elasticidad

Bar(abs(W(:,x)))       # Gráfico de W asociado a lambda.
Bar(abs(V(x,:)))       # Gráfico de V asociado a lambda.

```

Bar3(S)                    # Gráfico de sensibilidad.  
Bar3(E)                    # Gráfico de elasticidad.  
N=[1 2 3 4]'  
[Clases,Total]=itera(A,n) # Gráfico proyección de la población.